

SÉRIE A N° 1872

N° D'ORDRE

2739

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

RADU CODREANU

Assistant à l'Institut de Spéologie de Cluj

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES BIOLOGIQUES SUR UN CHIRONOMIDE
Symbiocladius rhithrogenae (ZAV.), ECTOPARASITE
CANCÉRIGÈNE DES ÉPHÉMÈRES TORRENTICOLES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **10 JUIN 1939** devant la Commission d'examen.

MM. CAULLERY, *Président.*

MM. Ch. PÉREZ
Fr. PICARD } *Assesseurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1939



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555828_0027

SÉRIE A N° 1872

N° D'ORDRE

2739

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

RADU CODREANU

Assistant à l'Institut de Spéologie de Cluj

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES BIOLOGIQUES SUR UN CHIRONOMIDE
Symbiocladius rhithrogenae (ZAV.), ECTOPARASITE
CANCÉRIGÈNE DES ÉPHÉMÈRES TORRENTICOLES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. CAULLERY, *Président.*

MM. Ch. PÉREZ }
Fr. PICARD } *Assesseurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1939

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.
Doyen C. MAURAIN, *Professeur, Physique du Globe.*

Professeurs honoraires



H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
Émile PICARD.
Léon BRILLOUIN.
GUILLET.
PÉCHARD.
FREUNDLER.
AUGER.

BLAISE.
DANGEARD.
LESPIEAU.
MARCHIS.
VESSIOT.
PORTIER.
MOLLIARD.
LAPICQUE.

G. BERTRAND.
ABRAHAM.
Ch. FABRY.
Léon BERTRAND.
WINTREBERT.
DUBOSQ.
BOHN.

PROFESSEURS

M. CAULLERY..... T Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN..... T Chimie générale.
Émile BOREL..... T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Jean PERRIN..... T Chimie physique.
E. CARTAN..... T Géométrie supérieure.
A. COTTON..... T Recherches physiques.
J. DRACH..... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Charles PÉREZ..... T Zoologie.
E. RABAUD..... T Biologie expérimentale.
M. GUICHARD..... Chimie minérale.
Paul MONTEL..... T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.
L. BLARINGHEM..... T Botanique.
G. JULIA..... T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
C. MAUGUIN..... T Minéralogie.
A. MICHEL-LÉVY... T Pétrographie.
H. BÉNARD..... T Mécanique expérimentale des fluides.
A. DENJOY..... T Application de l'analyse à la Géométrie.
L. LUTAUD..... T Géographie physique et Géologie dynamique.
Eugène BLOCH..... T Physique.
G. BRUHAT..... T Physique.
E. DARMOIS..... T Enseignement de Physique.
A. DEBIERNE..... T Physique Générale et Radioactivité.
A. DUFOUR..... T Physique (P. C. B.).
L. DUNOYER..... Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND.. T Botanique.
M. JAVILLIER..... T Chimie biologique.
L. JOLEAUD..... Paléontologie.
ROBERT-LÉVY..... T Physiologie comparée.
F. PICARD..... T Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Henri VILLAT..... T Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB..... T Géologie.
P. PASCAL..... T Chimie minérale.
M. FRÉCHET..... T Calcul différentiel et Calcul intégral.
E. ESCLANGON..... T Astronomie.
M^{me} RAMART-LUCAS T Chimie organique.
H. BÉGHIN..... T Mécanique physique et expérimentale.

FOCH..... Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER..... Physique (P. C. B.).
De BROGLIE..... T Théories physiques.
CHRÉTIEN..... Optique appliquée.
P. JOB..... Chimie générale.
LABROUSTE..... Physique du Globe.
PRENANT..... T Anatomie et Histologie comparées.
VILLEY..... Mécanique physique et expérimentale.
COMBES..... T Physiologie végétale.
GARNIER..... T Mathématiques générales.
PÉRÈS..... Mécanique théorique des fluides.
HACKSPILL..... Chimie (P. C. B.).
LAUGIER..... T Physiologie générale.
TOUSSAINT..... Technique Aéronautique.
M. CURIE..... Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD..... T Hautes températures.
CHAZY..... T Mécanique rationnelle.
GAULT..... Chimie (P. C. B.).
CROZE..... Recherches Physiques.
DUPONT..... T Théories chimiques.
LANQUINE..... T Géologie structurale et Géologie appliquée.
VALIRON..... Mathématiques générales.
BARRABÉ..... Géologie structurale et Géologie appliquée.
MILLOT..... Biologie animale (P. C. B.).
F. PERRIN..... Théories physiques.
VAVON..... Chimie organique.
G. DARMOIS..... Calcul des Probabilités et Physique Mathématique.
CHATTON..... T Biologie maritime.
AUBEL..... Chimie biologique.
Jacques BOUCART... Géographie physique et Géologie dynamique.
M^{me} JOLIOT-CURIE. Physique générale et Radioactivité.
PLANTEFOL..... Biologie végétale (P. C. B.).
CABANNES..... Enseignement de physique.
GRASSÉ..... Biologie animale (P. C. B.).
PREVOST..... Chimie (P. C. B.).

Secrétaire..... A. PACAUD.
Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.

RECHERCHES BIOLOGIQUES

SUR UN

CHIRONOMIDE

SYMBIOCLADIUS RHITHROGENAE (ZAVR.)

**Ectoparasite « cancérigène » des
Éphémères torrenticoles**

PAR

RADU CODREANU

Assistant à l'Institut de Spéologie de Cluj

A la mémoire de mon père, le Docteur Filip Codreanu.

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS.....	3
INTRODUCTION.....	6
§ 1. Caractéristiques des Chironomides libres (p. 6). — § 2. Chironomides commensaux et parasites (p. 8). I. Chironomides et Éponges lacustres (p. 8). II. Chironomides et Gastropodes d'eau douce (p. 9). III. Chironomides et Insectes aquatiques (p. 12). — § 3. Chironomides parasites des nymphes d'Éphémères torrenticoles. I. Données bibliographiques (p. 14). II. Recherches personnelles (p. 17).	
CHAPITRE PREMIER. <i>L'état imaginal de <i>Symbiocladius rhithrogenae</i> (Zavr. 1924)</i>	19
§ 1. Description de l'adulte ♂ et ♀. I. Morphologie externe (p. 19). II. Organisation interne; a. Mâle (p. 25); b. Femelle (p. 26). III. Discussion taxonomique (p. 27). — § 2. Données biologiques et statistiques. I. Comportement des adultes (p. 29). II. Taille (p. 30). III. Époques des éclosions imaginaires (p. 31). IV. Relation entre le sexe des parasites et la taille des hôtes (p. 33).	
CHAPITRE II. <i>Cycle évolutif de l'ectoparasite</i>	38
§ 1. Ponte et œuf (p. 38). — § 2. Développement larvaire. I. Croissance linéaire moyenne (p. 40). II. Le polymorphisme larvaire; a. Les faits (p. 43); b. Discussion : développement des Chironomides libres (p. 46). — § 3. Organisation interne de la larve parasite (p. 47). I. Système nerveux (p. 48). II. Tube digestif (p. 48). III. Tubes de Malpighi (p. 51). IV. Glandes salivaires (p. 51). V. Vaisseau dorsal (p. 52). VI. Tissu adipeux (p. 52). VII. Système trachéen (p. 53). VIII. Comparaison avec l'anatomie des Chironomides libres (p. 55). — § 4. Préliminaires de la nymphose. I. Ébauches imaginaires (p. 56). II. Dimorphisme sexuel des réserves protéiques du tissu adipeux; a. Les faits (p. 58); b. Discussion (p. 60). III. Appareil génital (p. 61). — § 5. La nymphe. I. Données numériques (p. 64). II. Caractères externes (p. 65). — § 6. Discussion systématique d'après les caractères larvaires et nymphaux. I. Descriptions des auteurs (p. 68). II. Affinités (p. 70).	

CHAPITRE III. <i>Rapports éthologiques de l'ectoparasite avec son hôte</i>	71
§ 1. Description systématique des hôtes (p. 71). I. <i>Rhithrogena semicolorata</i> ; a. Imago (p. 72); b. Nympe (p. 72). II. <i>Heptagenia lateralis</i> ; a. Imago (p. 73); b. Nympe (p. 73). III. <i>Ecdyonurus fluminis</i> ; a. Imago (p. 74); b. Nympe (p. 74). IV. Discussion (p. 74). — § 2. Fréquence de l'ectoparasite (p. 76). — § 3. Prise de possession de l'hôte (p. 79). I. Pérégrinations sur l'hôte (p. 80). II. Larves infestantes surnuméraires (p. 81). III. Lutte entre concurrents? (p. 82). IV. Passage d'un hôte à l'autre (p. 83). V. Conditions relevant de l'hôte; a. Éphémères auparavant normales (p. 84); b. Eph. avec un <i>Symbiocladius</i> avancé (p. 85); c. Eph. avec Microsporidies (p. 86). — § 4. Localisation sur l'hôte; I. Siège et enveloppe de sécrétion (p. 87). II. Positions successives et mouvements (p. 89). III. Localisation atypique (p. 92). IV. Rapport pondéral entre l'ectoparasite et l'hôte (p. 94). — § 5. Évolution sur l'hôte: l'acte des mues. I. Déplacement des yeux annonçant les mues larvaires (p. 95). II. Mécanisme des mues larvaires (p. 99). III. Passage de la larve à la nympe (p. 101). IV. Éclosion de l'imago (p. 103). V. Influence de la température sur l'éclosion (p. 105). — § 6. Comportement de l'ectoparasite lors de la mue de l'hôte. I. Mue de l'Éphémère indemne (p. 105). II. Mue de l'Eph. avec un Chironomide (p. 108).	
CHAPITRE IV. <i>Rapports entre le développement de l'ectoparasite et celui de l'hôte</i>	110
§ 1. Récolte et élevage des Éphémères-hôtes (p. 110). — § 2. Développement des Éphémères indemnes. I. Généralités (p. 112). II. Croissance nymphale (p. 115). III. Métamorphose (p. 118). — § 3. Développement corrélatif de l'ectoparasite et de son hôte (p. 121). I. Présentation des cas élevés: Nos 1-10; 13-15 (p. 122). II. Interprétation des données d'élevage; a. Durée du développement parasitaire (p. 128); b. Taille de l'hôte critique pour le développement du parasite (p. 129); c. IV ^e stade larvaire de l'ectoparasite et dernière mue effective de l'hôte (p. 133); d. Suppression de la métamorphose et mort de l'hôte (p. 134). — § 4. Développement des hôtes privés de leur ectoparasite. I. Présentation des expériences (p. 137). II. Interprétation des résultats; a. Manifestations de la métamorphose (p. 138); b. Acte de la dernière mue nymphale (p. 141); c. Subimagos atrophiques (p. 144). III. Conclusions (p. 146). — § 5. Valeur du dernier stade nymphal de l'hôte pour le développement de l'ectoparasite (p. 147).	
CHAPITRE V. <i>Action générale indirecte de l'ectoparasite sur l'hôte</i>	149
§ 1. Réduction de la taille nymphale définitive. I. Statistique des mensurations (p. 150). II. Interprétation; a. Variation de la taille des nymphes normales (p. 154); b. Variation de la taille des nymphes parasitées (p. 154). III. Appendice: variation du poids (p. 157). — § 2. Réduction des fourreaux alaires mésothoraciques. I. Cas de dyssymétrie (p. 158). II. Réduction symétrique (p. 159). — § 3. Action sur la sexualité des hôtes. I. Proportion numérique des sexes et dimorphisme sexuel (p. 165). II. Réduction des ébauches copulatrices mâles (p. 167). III. Organes génitaux des nymphes normales; a. Mâles (p. 171); b. Femelles (p. 174). IV. Castration parasitaire des nymphes-hôtes; a. Mâles (p. 176); b. Femelles (p. 177).	
CHAPITRE VI. <i>Nutrition de l'ectoparasite et réaction inflammatoire de l'hôte</i>	181
§ 1. Cytologie du sang normal. I. Leucocytes des Insectes; a. Extension des données (p. 181); b. Types leucocytaires (p. 182); c. Multiplication et filiation (p. 185). II. Leucocytes des Éphémères (p. 186). — § 2. Mode de nutrition de la larve parasite. I. Son contenu intestinal (p. 189). II. La zone nourricière (p. 192). — § 3. Phénomènes inflammatoires chez les Éphémères parasitées. I. Plaies par morsures de l'ectoparasite (p. 194). II. Nodules leucocytaires; leur signification générale (p. 197). III. Conclusions (p. 201).	
CHAPITRE VII. <i>Réaction néoplasique maligne de l'hôte</i>	202
§ 1. Phase locale. I. Éléments constitutifs (p. 203). II. Premières ébauches néoplasiques (p. 205). III. Édification de la tumeur mésothoracique (p. 207). — § 2. Phase généralisée. I. L'état leucémique (p. 211). II. Mort des nymphes cachectiques (p. 214). III. Réalisation de l'état leucémique après enlèvement de l'ectoparasite (p. 217). — § 3. Discussion des faits. I. Parallèle avec les phénomènes connus chez les Insectes; a. Réactions tissulaires inflammatoires (p. 220); b. Modalités de l'histogénèse adipeuse normale (p. 223); c. La Caryocinétose (p. 225). II. Validité de l'interprétation néoplasique (p. 227); a. Incompatibilité avec l'inflammation (p. 228); b. Différences avec les réactions réticulo-endothéliales (p. 228); c. Points communs avec les processus tumoraux des Vertébrés (p. 229). III. Caractères <i>sui generis</i> du processus néoplasique (p. 234); a. Action pathogène de l'ectoparasite (p. 234); b. Rôle nourricier de la réaction néoplasique (p. 235).	
CHAPITRE VIII. <i>Discussion générale</i>	238
§ 1. Les tumeurs héréditaires de la Drosophile. I. Exposé (p. 238); a. La tumeur létale (p. 238); b. La tumeur bénigne (p. 240). II. Critique (p. 241). III. Appendice (p. 243). — § 2. Aperçu critique sur les néoplasies des Invertébrés (p. 245). I. Insectes (p. 246). II. Mollusques (p. 248). III. Géphyriens (p. 250). IV. Polychètes (p. 250). V. Remarques générales (p. 254).	
RÉSUMÉ ET BILAN DES RÉSULTATS.....	255
Index bibliographique.....	266
Explication des planches.....	278

AVANT-PROPOS

Le présent travail renferme une partie des recherches que je poursuis de longue date sur les Invertébrés torrenticoles, notamment sur les Éphémères et leurs parasites. Il porte sur un cas de parasitisme découvert depuis peu : 1922 aux États-Unis, 1924 en Europe, et n'ayant fait jusqu'ici que l'objet d'observations très sommaires. Il s'agit d'un Chironomide ectoparasite, *Symbiocladius rhithrogenae* (Zavr.), qui vit pendant tout son développement postembryonnaire attaché sous les fourreaux alaires des nymphes plates d'Éphémères rhéophiles (*Rhithrogena*, *Heptagenia*). Ce fut une de mes premières trouvailles zoologiques, dont je n'ai travaillé que des bribes jusqu'en 1932, quand j'ai résolu d'en entreprendre l'étude approfondie en vue d'une thèse.

Du projet du début qui visait à une monographie aussi complète que possible, je fus amené à ne réaliser qu'un essai d'ensemble sur les différents problèmes biologiques que soulève le parasitisme en question. C'est dire que de tous mes résultats, je n'apporte ici que l'essentiel, en réservant certains développements de détail pour des publications à venir. Simple en apparence, le cas de *Symbiocladius* n'a pas tardé à révéler le côté paradoxal que voici : jusqu'au terme de sa croissance, quand il forme une notable gibbosité sur son hôte, l'ectoparasite ne produit aucun dégât visible, trahissant son action spoliatrice ; néanmoins, peu après l'éclosion du Chironomide adulte, son Éphémère meurt littéralement épuisée, sans pouvoir accomplir sa métamorphose. Il ressortira de mon mémoire, que l'ectoparasite puise par ponctions le sang de l'hôte, qui devient de plus en plus riche en éléments néoformés, à la faveur d'un processus proliférant, principal effet de ce parasitisme. Et le processus néoplasique des Éphémères-hôtes apparaît, parmi ceux décrits chez les Invertébrés, comme le plus près de la malignité, ce qui explique l'épithète de « cancérigène », que j'attribue dans une acception générale et comparée à la larve ectoparasite.

Ce travail utilise un matériel de provenance localisée, d'une fréquence imprévisible, d'un entretien fastidieux au laboratoire, en raison des exigences respiratoires des Éphémères torrenticoles. Pour son exécution, j'ai dû avoir recours à un faisceau de méthodes convergentes : observations dans la nature et sur le vivant, étude du cycle en élevage, interventions expérimentales, mensurations statistiques sur la croissance,

contrôle histologique à tous les stades. J'ai dirigé mon attention sur les deux organismes en présence dans le système biologique parasite-hôte ; quant aux hôtes, la connaissance du développement et des structures à l'état normal, fut indispensable à une juste compréhension des effets parasitaires. Ayant eu à interpréter chez les Éphémères-hôtes un complexe de réactions cellulaires, je me suis efforcé d'en établir les rapports non seulement avec ce qui se passe chez les autres Insectes et Invertébrés, mais aussi avec les notions classiques de la Pathologie générale de l'inflammation et des tumeurs.

Ces recherches furent effectuées à la Station Zoologique de Sinaïa, à l'Institut de Spéologie de Cluj et au Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés à la Sorbonne. Ce m'est un bien agréable devoir que d'exprimer ici ma profonde et vive gratitude à mes Maîtres et à tous ceux qui m'ont accordé leur aide matérielle et spirituelle pour mener à bien ce travail.

Je dois à M. le Professeur A. POPOVICI-BAZNOSANU de l'Université de Bucarest, de m'avoir initié, étant encore collégien, dans l'étude hydrobiologique. Il n'a pas cessé depuis, de s'intéresser à mes recherches et de m'offrir, avec une inépuisable bienveillance, toutes les facilités pour de longs et nombreux séjours de travail à la Station qu'il a fondée à Sinaïa. J'ai une grande dette de reconnaissance envers mon vénéré Maître, M. le Professeur E.-G. RACOVITZA de l'Université de Cluj, qui en me faisant l'honneur de m'attacher à son Institut de Spéologie, m'a généreusement permis de me vouer entièrement à mes recherches et de les poursuivre pendant plusieurs années en France. Outre son inlassable appui, il a profondément influé sur mon esprit, tant par les conseils qu'il me prodigua bien avant ma nomination auprès de lui, que par son enseignement très personnel. A Paris, j'ai eu le privilège de travailler sous la direction de M. le Professeur M. CAULLERY, qui m'a réservé un accueil plein de libéralité dans son Laboratoire, dont l'ambiance et l'outillage sont si favorables à la recherche. Déjà en 1924, au cours de vacances passées à la Station Biologique de Wimereux, il avait éveillé chez le tout jeune étudiant que j'étais, le goût pour les questions de parasitisme. J'ai profité non seulement de ses encouragements, de ses leçons substantielles, de sa compétence en Biologie générale, mais encore de son soutien matériel, notamment en me faisant attribuer par la Faculté des Sciences une demi-bourse Arconati-Visconti pour 1936 et le prix Trémont 1939.

Ma gratitude va également à M. le Professeur Ch. PÉREZ, qui m'a plus d'une fois témoigné de sa bienveillance, et à M. le Professeur F. PICARD

pour l'intérêt qu'il a toujours pris à mes recherches et pour ses conseils éclairés, fruit d'une vaste connaissance de la biologie des Insectes. J'adresse mon affectueuse reconnaissance à mes amis du Laboratoire d'Évolution : M. M. AVEL, actuellement Professeur à Bordeaux, Mlle G. COUSIN, MM. G. DEFLANDRE, M. DE LARAMBERGUE, R. WEILL, qui m'ont rendu maints services précieux. Au Laboratoire d'Hydrobiologie de Grenoble, j'ai trouvé pendant l'été 1934, un affable accueil et toutes les facilités de travail auprès de MM. les Professeurs L. LÉGER et A. DORIER, qui m'aidèrent à recueillir du matériel sur le *Symbiocladius* en France. Je garde un ineffaçable souvenir à M. le Professeur A. BESREDKA de l'Institut Pasteur, pour les entretiens réconfortants et fructueux, qu'il m'a souvent accordés.

Je ne saurais oublier ce que ma première formation de biologiste doit à un Maître aussi bienveillant et savant, que fut pour moi M. le Professeur D. VOÏNOV, qui m'admit parmi ses assistants dans le Laboratoire de Morphologie Animale à Bucarest (1924-1930). C'est avec émotion que j'évoque la mémoire du Professeur J. CANTACUZÈNE pour l'intérêt qu'il témoignait aux jeunes chercheurs parmi lesquels je comptais, ainsi que pour son profond attachement au domaine où se rencontrent la Biologie et la Pathologie. Je suis redevable à M. Gr. ANTIPA, qui m'a toujours montré la plus grande bienveillance, à M. I. SIMIONESCO et aux autres membres de la Section Scientifique de l'Académie Roumaine, d'avoir assuré mon séjour en France, grâce à une bourse accordée en 1934 et 1935 sur la fondation « V. Adamachi ». Je remercie vivement MM. les Professeurs I. CIUREA de Bucarest, C. MOTAS de Jassy et P.-A. CHAPPUIS de Cluj, de leurs maints témoignages de sollicitude.

Je sens tout le prix de l'honneur que MM. les Professeurs O. DUBOSCQ, L. FAGE et E.-G. RACOVITZA m'ont faite en acceptant la dispendieuse publication de mon travail dans les « Archives » qu'ils dirigent. J'exprime ma vive reconnaissance à l'Académie Roumaine, fondation « M. H. Élias », ainsi qu'à la Direction de l'Institut de Sérologie « J. Cantacuzène », qui m'ont accordé des subventions couvrant une partie des frais d'impression. Je remercie M. G. Deflandre qui a pris la peine de relire mon manuscrit. Les photographies reproduites dans les planches de ce mémoire, sont dues à l'habileté de M. A. PATÉRON, chef d'atelier au Laboratoire d'Évolution.

Je dois à ma femme, zoologiste comme moi, outre un dévouement de chaque instant, le mérite de tout ce que les dessins illustrant cet ouvrage, montrent de beau, de nuancé et de fini.

INTRODUCTION

§ 1. — Caractéristiques des Chironomides libres

Quand on envisage l'extension des parasites à travers l'échelle zoologique, deux cas sont à distinguer suivant que le parasitisme affecte des groupes entiers ou que, par contre, il apparaît comme exceptionnel et porte sur des représentants épars d'un groupe d'animaux libres. Dans le second cas, le parasitisme se révèle comme « une évolution secondaire dont le point de départ est connu » (CAULLERY 1931, p. 149), comme « une expérience naturelle qui dure depuis des millénaires » (GRASSÉ 1935, p. 14) dans le sens d'une adaptation à un milieu et à un mode de nutrition nouveaux. L'ectoparasite étudié ici rentrant dans le dernier cas, il m'a semblé intéressant de faire précéder son histoire, d'un aperçu sur les conditions de vie de ses congénères libres, ce qui permettra de situer le sujet dans le cadre de ses affinités naturelles.

Symbiocladius rhithrogenae est un Diptère, appartenant à la famille des Chironomides, qui renferme près de 2.000 espèces à très vaste dispersion géographique, allant des tropiques jusqu'aux pôles. A l'état adulte, les Chironomides sont de frêles moucheron, de 0,5 à 14 mm. de taille, de coloration tantôt foncée, tantôt claire. Incapables de se nourrir en raison d'un appareil buccal rudimentaire et d'un intestin non fonctionnel, ils sont astreints à une existence de quelques jours. Les sexes, nettement dissemblables entre eux, se rencontrent dans les airs, où les mâles dansent continuellement, en formant souvent des essaims considérables au voisinage des eaux.

On connaît cependant plusieurs formes à ailes réduites¹, telles *Smittia brevipennis* des îles arctiques du Spitzberg et de la Nouvelle Zemble; *Belgica antarctica*, découverte par RACOVITZA dans l'Antarctique, près des flaques d'eau provenant de la fonte des neiges; *Cataliptus peyerimhoffi*, habitant les grottes des hautes montagnes de l'Afrique du Nord; différents *Clunioinae* de la zone littorale des mers d'Europe et du Pacifique. D'après EDWARDS (1926 b), l'aptérisme supprimant l'essaimage nuptial, entraîne chez les mâles la transformation régressive des antennes plumeuses vers le type femelle, ainsi que la torsion de l'armature génitale

1. Une espèce brachyptère, *Diamasa (Brachydiamasa) steinböcki* Goet., 1933, vit au pied des glaciers, dans les Alpes.

ou hypopyge, en rapport avec de nouvelles conditions d'accouplement. Parmi les espèces marines, les *Pontomyia* des Iles Samoa et du Japon, offrent dans le sexe femelle, l'exemple unique d'un Insecte adulte à vie entièrement submergée; quoique libre, cette femelle vermiforme est complètement dépourvue d'antennes, de pièces buccales, d'ailes, de balanciers et de la première paire de pattes, les deux autres paires étant vestigiales.

Outre la reproduction sexuée, généralement répandue, des cas de paedogenèse — ou plutôt de parthénogenèse souvent précoce, débutant au stade nymphal — sont connus chez plusieurs représentants du genre *Tanytarsus*, en Europe et en Amérique du Nord. D'autres formes présentent une parthénogenèse géographique (VANDEL 1931, pp. 140, 198).

Les larves des Chironomides vivent dans des circonstances écologiques excessivement variées, sans avoir subi des modifications aussi frappantes que celles enregistrées chez les adultes. Les larves de *Phaenocladius*, petit groupe d'*Orthoclaudiinae*, ont des mœurs terrestres; elles se rencontrent dans l'humus, le bois pourri, le fumier ou bien dans des champignons, des mousses, à la racine des plantes. Mais la grosse majorité des Chironomides possèdent des larves aquatiques, ayant colonisé tous les domaines de l'eau douce et pénétré jusque dans la mer. Ainsi, les *Orthoclaudiinae*, particulièrement rhéophiles, et certains *Tanypodinae* peuplent les eaux courantes : torrents, rivières. Les *Diamesinae* sont cantonnés aux ruisseaux et aux lacs des hautes montagnes ou des régions boréales. Dans les eaux stagnantes, pullulent d'autres *Tanypodinae* et surtout les *Chironominae*, dont les différentes espèces servent à la caractéristique limnologique de plusieurs types de lacs (« Seetypenlehre » de THIENEMANN). On a récolté des larves de Chironomides à de grandes profondeurs : sur le fond du lac de Genève ou celui du Lac Supérieur. Il s'en trouve dans les eaux saumâtres et dans les sources thermales. Des Chironomides se développent également dans les Broméliacés épiphytes, justement appelées « plantes-réservoir », qui représentent les mares aériennes fractionnées des forêts tropicales (PICADO 1913).

Parmi les larves aquatiques de Chironomides, les unes se déplacent librement en surface, dans la vase ou sur les végétaux submergés; celles des genres *Glyptotendipes* et *Cricotopus* minent des plantes d'eau douce. D'autres larves, à l'aide de leur sécrétion salivaire qui agglutine des particules étrangères, construisent soit des tubes et des étuis fixes, soit des coques mobiles (*Lauterborniella*, *Zavrelia*, *Stempellina*), rappelant

les fourreaux de certains Trichoptères. Très remarquables sont les colonies de *Lithotanytarsus*, qui arrivent à édifier un véritable tuf calcaire, par l'agglomération des cases larvaires (THIENEMANN 1934 b).

En général, les larves de Chironomides sont phytophages, se nourrissant de Diatomées, d'Algues vertes et de détritus; il est probable qu'elles ingèrent en même temps toute une faune microscopique. Par contre, les larves de *Tanypodinae* et de quelques *Diamesinae* sont des carnassières voraces, qui s'attaquent aux petits animaux aquatiques et n'épargnent même pas leurs congénères.

L'étude des Chironomides a été renouvelée, grâce aux recherches assidues de l'école hydrobiologique de THIENEMANN et de LENZ, auxquelles se joignent les minutieux travaux morphologiques de ZAVREL, qui ont fait connaître d'une manière systématique et extensive, les métamorphoses et l'écologie dans différents groupes. Toutefois, les affinités établies d'après les phases larvaire et nymphale, viennent souvent à l'encontre des classifications fondées sur les caractères des Chironomides adultes, principalement étudiés par KIEFFER, EDWARDS et GOETGHEBUER. Tout se passe, comme si à l'intérieur de cette famille, les larves et les nymphes avaient subi une diversification évolutive plus avancée, et parfois orientée autrement que chez les imagos.

§ 2. — Chironomides commensaux et parasites

Symbiocladius rhithrogenae n'est pas l'unique parasite parmi les Chironomides, car cette famille comprend à côté d'une majorité de larves libres, adaptées aux milieux aquatiques les plus divers, aussi plusieurs formes commensales et parasites. Ces mœurs exceptionnelles sont exclusivement liées à la phase larvaire, tandis que les moucheron adultes, qui en dérivent, mènent la vie indépendante et autophage¹ caractéristique pour tout le groupe. En cela, les Chironomides s'opposent dans leur ensemble aux Cératopogonides, famille proche parente, qui fut longtemps incorporée à la première, sans que l'on eût tenu compte de l'appareil buccal de type piqueur, dont sont munis les adultes². Alors que les mâles se nourrissent de sucres végétaux, les femelles de Cératopogonides sucent le sang de l'Homme, des Animaux domestiques, des Amphibiens, des

1. Terme emprunté à GRASSÉ (1935, p. 26).

2. EDWARDS (1926 a, p. 390) donne l'énumération des caractères différentiels entre ces deux familles, que MALLOCH (1917) fut le premier à séparer.

Lombriciens et des Insectes de différents groupes : entre autres, d'Éphémères, de Chironomides et même celui des mâles de leur propre espèce (MAYER 1933). En revanche, les Cératopogonides n'ont que des larves libres, terrestres ou aquatiques (MAYER 1934). Donc, les Cératopogonides sont des hémophages intermittents, presque des prédateurs¹, et seulement dans le sexe femelle à l'état adulte, condition bien différente du parasitisme larvaire ou protélien² de certains Chironomides, qui seront envisagés dans l'exposé suivant.

I. — CHIRONOMIDES ET ÉPONGES LACUSTRES

Dans l'Anger, émissaire du lac Usma en Courlande, PAGAST (1934) trouve les larves de *Chironomus xenolabis* Kieff., 1916, uniquement associées aux colonies d'*Euspongia lacustris*, très abondantes aux endroits à courant rapide de la rivière en question, où les courtes galeries du Chironome, traversent les couches superficielles de l'Éponge. Ces larves n'ont pu être maintenues en élevage et leur intestin était rempli de spicules d'*Euspongia*. LIPINA (1927) avait déjà rencontré la même larve dans le bassin de l'Oka, en Russie centrale. Les deux auteurs déclarent qu'il s'agit d'un vrai cas de parasitisme; mais on pourrait l'envisager tout aussi bien comme un régime carnivore ou prédateur spécialisé. PAGAST donne une description complète de la larve, rouge, longue de 12-15 mm., et de la nymphe ♂, de 9 mm., sans souligner des caractères adaptifs particuliers. Les imagos³, vertes, de 6 mm., qui éclosent en juillet, sont signalées au sud de l'Angleterre, en Belgique, Hollande, Suède méridionale, Silésie et Lettonie.

II. — CHIRONOMIDES ET GASTROPODES D'EAU DOUCE

BARNARD (1911) découvre dans les petits exemplaires (maximum 1 cm.), à coquille très mince de *Limnaea peregra* des fontaines de Trafalgar-Square à Londres, les larves rouges, longues de 3-10 mm., d'un Chironome parasite. Beaucoup de Limnées étaient infestées et se tenaient

1. A l'exception de *Ceratopogon ixodoites* et *Forcipomyia obesa*, dont les femelles brachyptères, à facies de Tiques, vivent en ectoparasites fixées sur des Phasmes de l'Amérique du Sud (FIEBIG-GERTZ 1928, COSTA LIMA 1928).

2. Notion définie et développée par CAULLERY (1922, p. 135).

3. Synonymies : *C. flavinervis* Kieff., 1921; *C. rousseaui* Goet., 1921.

de préférence au-dessus de l'eau; chaque hôte n'héberge qu'un seul parasite, perceptible par sa coloration vive à travers la coquille. En captivité, les Chironomes quittent souvent leurs hôtes : les larves mûres se tissent un fourreau sur la paroi du bocal et s'y nymphosent, tandis que les larves jeunes meurent en dehors des Limnées. L'auteur dit avoir réussi la contamination expérimentale, en employant des larves de 4 mm., qui s'introduisent par le pneumostome à l'intérieur de la cavité palléale, pénètrent ensuite dans le manteau et aboutissent au foie. Une seule imago, verte, a été obtenue en mai, cependant son état de conservation a rendu toute détermination impossible.

En Belgique, PELSENEER (1920) constate la présence d'une larve rouge de Chironome sur les *Physa fontinalis* (L.) de plusieurs fossés des environs de Gand, à la fin du printemps et au début de l'été. Celle-ci se loge du côté droit, entre la coquille et le bord réfléchi du manteau garni de digitations, dans un tube muqueux ouvert aux deux bouts, où elle se meut librement. Ces larves rongent le bord palléal droit, la partie postérieure du pied de leurs hôtes et finissent parfois par dévorer le Mollusque entier, dont elles occupent alors la coquille vide. Mais, en général, les *Physa* survivent à la métamorphose du Chironome. La même larve se rencontre sporadiquement dans la cavité palléale de *Limnaea auricularia*.

HOFFMANN (1931) signale des faits du même ordre, concernant trois espèces de Pulmonés, *Physa ancillaria* (Say), *Physa heterostropha* (Say) et *Limnaea humilis* (Say), récoltés en juillet et août sur les bords sablonneux ou rocheux du lac Douglas (Michigan, États-Unis). La prospection de 3.024 exemplaires jeunes et adultes, de 7-13 mm., n'a rapporté que 5 larves de Chironome, longues de 4-5 mm., logées toutes dans la cavité palléale. Elles appartiendraient au genre *Endochironomus*, d'après O. A. JOHANNSEN. Aucun Chironomide ne fut trouvé dans 2.442 individus, appartenant à cinq autres espèces de *Physa*, *Limnaea* et *Planorbis*.

MATHIAS et Mlle BOULLE (1933) font connaître en France, des relations parasitaires analogues aux précédentes. Dans deux stations du département de l'Hérault (le réservoir de la Paillade, près de Grabels et une mare à proximité de Saint-Gély-du-Fesc), les *Limnaea limosa* L., recueillies respectivement en mars et en mai, étaient infestées dans une proportion de 20 p. 100 et de 35-75 p. 100 par une larve de Chironome. Celle-ci, d'un vert tacheté de rouge, s'installe, une seule par hôte, dans la région dorsale du tortillon, à la surface du foie, dont elle se nourrit.

A sa maturité, la larve, longue de 10-12 mm., s'échappe de la Limnée, qui meurt peu après, et s'en va tisser un tube de soie, de 20 mm., où la nymphose a lieu. Cependant, une fois constituée, la nymphe verte, de 6,5 mm., redevient libre et mobile, donnant naissance (1 à 4 jours après, suivant la température ambiante) au moucheron adulte, également vert, long de 4-5 mm. Les pontes déposées ne se sont pas développées.

Aucun des auteurs ci-dessus n'a pu déterminer le Chironome parasite, auquel il a eu affaire. Cette lacune est partiellement comblée grâce à EDWARDS (1929 b, p. 389), qui nous apprend que des exemplaires de *Chironomus varus* Goet., 1921, ont été obtenus par Miss EVANS, à partir des larves vivant dans des *Limnaea peregra* de Cheshire, en Angleterre¹. L'état adulte de *Ch. varus*, de coloration verte, mesurant 4-5 mm. dans le sexe ♂ a d'abord été décrit en Belgique. Tout porte à croire, que les larves trouvées dans les différents Pulmonés d'eau douce, correspondent à cette dernière espèce ou à l'une de ses voisines. En même temps, *Ch. varus* montre des affinités étroites avec *Ch. xenolabis* d'*Euspongilla*, les deux formes étant réunies dans le même sous-genre, *Chironomus s. str.* (EDWARDS 1929 b, p. 380).

Tout dernièrement, Mme BENTHEM JUTTING (1938) relate, d'après les observations de M. AGG. J. D. VEEN, en Hollande du Nord, un cas analogue à celui de PELSENEER. Des *Physa fontinalis* (L.) récoltées en novembre 1936 et mai 1937, portaient à des endroits variables de leur coquille et dans leur cavité palléale, une larve rouge-orangeâtre de Chironome, à l'intérieur d'un étui muqueux. En élevage, les larves conservent leur affinité pour le Pulmoné, même après une semaine de séparation; entre *Limnaea stagnalis* et *Ph. fontinalis*, elles montrent une prédilection nette pour ces dernières. La même *Physa* peut héberger plusieurs larves jeunes, mais rarement deux en fin de croissance. Lors de la nymphose, observée en mai, la larve attache l'hôte à un substratum (feuilles, paroi du bocal) à l'aide de fils de sécrétion, qui lui servent également à fermer l'ouverture de la coquille, fait dont certaines *Physa* succombent. La nymphe mûre, âgée de 1 1/2 à 2 jours, monte à la surface de l'eau pour y éclore. LENZ (1938) décrit les larves, longues de 10 mm. et les nymphes, d'une taille de 5-6 mm., de ce Chironomide, qu'il désigne comme *Parachironomus varus* (Goet. 1921).

1. Seconde localité : Newcastle-on-Tyn, élevage de M. Omer COOPER, mai 1930. (Donnée inédite, communiquée par M. EDWARDS.)

III. — CHIRONOMIDES ET INSECTES AQUATIQUES

Alors que les cas énumérés précédemment se rattachent à la sous-famille des *Chironominae*, les larves de Chironomides associées aux Insectes aquatiques, Diptères ou Ephéméroptères, appartiennent toutes aux *Orthocladiinae*.

D'après TONNOIR (1923), le développement de *Dactylocladius commensalis*, depuis la sortie de l'œuf jusqu'à l'éclosion de l'adulte, se passe sous la face ventrale de la larve de *Neocurupira hudsoni* Lamb., Blépharocéride habitant les chutes d'eau des montagnes de la Nouvelle-Zélande. La jeune larve de *Dactylocladius* se trouve, soit enroulée autour d'une des six ventouses médianes de l'hôte, soit en train de serpenter parmi elles. Une même *Neocurupira* peut abriter deux, exceptionnellement trois Chironomides d'âge différent. La larve âgée ayant une tête noire et le corps jaune citron, mesure 5 mm.; elle se tient recourbée en U, autour de la troisième ou de la quatrième ventouse du Blépharocéride. La nymphe, longue de 3 mm., est enrobée dans une sécrétion gélatineuse, qui la fixe solidement, dans une position perpendiculaire au corps de l'hôte. Prête à éclore, la nymphe dont la face ventrale s'est retournée contre celle du Blépharocéride, perce sa gangue, se dirige vers le haut et, avant de se dégager complètement, s'ouvre pour libérer l'Insecte parfait. Celui-ci, de 2 mm., aux ailes irisées, est d'un noir brun mat dans le sexe ♂ et d'un jaune roux, marqué de noirâtre, dans le sexe ♀. On rencontre des larves avancées de *Neocurupira*, qui portent l'enveloppe gélatineuse vide ou munie de l'exuvie nymphale du commensal envolé. L'éclosion du Chironomide précéderait toujours la métamorphose de *Neocurupira*, espèce d'ailleurs plus « tardive » que les autres Blépharocérides de la région. Il s'agirait d'un commensalisme obligatoire et spécifique : dans trois stations différentes de l'Île du Sud, les larves de *Dactylocladius* se trouvent toujours accrochées aux larves de *Neocurupira*, à l'exclusion d'autres Blépharocérides, telles *Paracurupira* et *Peritheates*. Dans un biotope représenté par « un gros roc sur lequel glisse, vertigineusement rapide, une nappe d'eau de plusieurs centimètres d'épaisseur », les larves aplaties et fortement adhérentes de *Neocurupira hudsoni*, offriraient un abri sûr à leur commensal.

EDWARDS (1920, p. 215; 1929 a; b, p. 353) relate la présence des larves de deux petites espèces d'Orthocladias dans les logettes nymphales des Simulies, en Angleterre. Ainsi, les cocons de *Simulium orna-*

tum Mg. — très communs sur les herbes des ruisseaux tranquilles — renferment souvent les larves agiles d'*Eukiefferiella hospita* Edw., 1929, dont les nymphes sont appliquées contre les logettes de leurs hôtes. Les mouchérons sont noirâtres, d'une taille de 2,5 mm. Les larves d'une autre espèce, *Trichocladius dispar* (Goet., 1913) se rencontrent dans les cocons de *Simulium latipes* Mg. et de *S. aureum* Fries.; elles s'y nymphosent même, après l'éclosion de ces derniers. Les adultes de coloration noire mesurent 3 mm. dans le sexe ♂ et 2,5 mm. dans le sexe ♀. Les imagos de ces deux espèces ont été capturées aussi en Belgique (GOETGHEBUER 1932, pp. 99 et 59). EDWARDS voit là un exemple de commensalisme facultatif, car les Chironomides en question vivent tout aussi bien seuls.

SULC (*in* SULC et ZAVREL 1924), en étudiant l'éthologie des nymphes d'*Ephemera vulgata* L. de Tchécoslovaquie, leur a découvert un Chironomide épizoïque, *Camptocladius ephemerae* Kieff., 1924. La nymphe d'*Ephemera* mène une vie fouisseuse, creusant dans la vase un canal, à l'intérieur duquel elle entretient un courant d'eau, grâce aux mouvements de ses trachéobranchies. L'eau entre par l'ouverture ménagée autour de la tête, passe le long du corps, étant finalement expulsée par un cratère, qui se forme au-dessus des derniers segments abdominaux de l'Éphémère. Les larves de *Camptocladius* rampent à plusieurs sur les pattes de leur hôte et y broutent des débris, des Diatomées ou autres Algues, retenus dans les nombreuses touffes de soies de ce dernier. En captivité, l'Éphémère conserve ses larves commensales, dont le corps jaune, hérissé de poils foncés, atteint une longueur de 4,5-5 mm. La nymphe se fait dans une gaine gélatineuse cylindrique, collée aux sternites de l'hôte; néanmoins la nymphe mûre, jaunâtre, d'une taille de 3 mm., quitte son étui et monte, par le cratère, à la surface de l'eau, où éclôt l'imago. C'est un moucheron entièrement jaune, de 2 mm. dans le sexe ♂, seulement de 1,6 mm. dans le sexe ♀. En raison de sa morphologie larvaire et nymphale, cette espèce est séparée des autres *Camptocladius*, en un troisième groupe, dénommé *Epoicocladius* (ZAVREL 1924).

EDWARDS (1929 a; b, p. 358) signale dans plusieurs localités d'Angleterre l'existence de cet Orthocladiaire épizoïque, qu'il range dans le sous-genre *Smittia* Holmgren¹. PAGAST (1931) retrouve la même forme dans le lac Usma, en Lettonie, sur de grosses nymphes d'*Ephemera vulgata*,

1. GOETGHEBUER (1921, p. 169) décrit l'espèce *Smittia resparum* provenant des larves trouvées dans un nid de Guêpes, en Belgique, sans rien préciser sur la morphologie et les mœurs de ces larves.

pêchées à une profondeur de 2 mètres, en dehors de la zone du roseau. L'intestin des larves est plein de détritits et les adultes éclosent fin juillet, début d'août. Les larves de *Smittia ephemerae* (Kieff.) ont également été rencontrées en Allemagne, aux environs de Plön¹. Récemment (fin septembre 1937) je viens d'en trouver sur les nymphes d'*Eph. vulgata*, recueillies dans le limon de deux rivières, en amont de Cluj (Roumanie).

Enfin, des larves d'un Chironomide indéterminé furent observées sur la face ventrale des nymphes d'*Ephemerella flavilinea* du Glacier National Park, aux États-Unis (NEEDHAM, TRAVER et HSU 1935, p. 217).

§ 3. — Chironomides parasites des nymphes d'Éphémères torrenticoles

I. — DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

Ce paragraphe est consacré à l'analyse des travaux² qui concernent le cas de parasitisme faisant l'objet de ce mémoire.

C'est CLAASSEN (1922) qui décrit aux États-Unis, sous le nom de *Trissocladius equitans*, le premier Chironomide, dont la larve et la nymphe vivent sous les fourreaux alaires des nymphes d'une Éphémère, *Rhithrogena* sp. Les Éphémères parasitées furent récoltées à deux reprises, en août 1919 et 1921, dans un endroit limité du torrent Big Thompson, à Estes Park, Colorado, sur le versant oriental des Montagnes Rocheuses. La deuxième récolte a fourni un lot de 300 *Rhithrogena*, sur lesquelles plus de 90 p. 100 étaient infestées par *Trissocladius*³. L'auteur américain a obtenu sur place l'éclosion de trois Chironomides mâles, longs de 4,5 mm., de coloration brun-noirâtre, aux ailes d'un blanc laiteux. Il remarque et figure différentes positions de la larve parasite au dernier stade, ainsi que l'orientation inverse de la nymphe, à l'intérieur de l'enveloppe soyeuse qui attache l'une et l'autre à l'hôte. La larve âgée de *Trissocladius*, d'une taille de 6,7 mm., a une tête réduite relativement à son corps blanchâtre; la nymphe mesurant 5-5,3 mm., est brune. CLAASSEN pense avoir affaire à une larve parasite, pour les raisons suivantes : la membrane soyeuse isole complètement le Chironomide qui implante sa tête dans les tissus mous de l'Éphémère; à la dissection et sur coupes transversales, le contenu intestinal de plusieurs larves offre exclusivement des matières

1. Lettre du Professeur THIENEMANN.

2. J'en exclus la note de RIBEIRO (1927) signalant une larve de *Simulia* fixée accidentellement à la face dorsale d'une nymphe d'*Iron* recueillie aux Indes (rivière Balasan, Himalaya Orientales).

3. Depuis, le Professeur CLAASSEN n'a pas eu l'occasion de rencontrer ailleurs ce parasite (lettre du 18-II-36).

animales, surtout du tissu gras; une ultime indication serait le degré de réduction de la tête et des pièces buccales. L'auteur ne constate aucun rapport déterminé entre l'âge de l'hôte et celui du parasite. Il ne saurait affirmer si *Trissocladius* arrive à tuer *Rhithrogena* et ignore le sort du Chironomide lors de la mue de l'Éphémère.

ZAVREL (*in* SULC et ZAVREL 1924) est le premier à faire connaître, en Europe et notamment en Tchécoslovaquie, un parasitisme superposable au précédent. Il distingue, d'après certains caractères larvaires, deux espèces : 1° *Phaenocladius microcephalus* Zavrel, 1924, sur des nymphes d'*Ecdyurus fluminum* d'un cours d'eau à Librické aux environs de Prague; 2° *Phaenocladius rhithrogenae* Zavrel, 1924, parasite des nymphes de *Rhithrogena semicolorata*, provenant du ruisseau Néma Strouha à Ceské Budejovice. Son étude porte sur un petit nombre d'exemplaires conservés¹ : larves mûres et nymphes, en absence de formes adultes. La larve de *Ph. microcephalus* a une coloration jaunâtre et mesure 4,5 mm. de longueur; la nymphe ♂, longue de 3,5 mm., est d'un brun grisâtre. Chez *Ph. rhithrogenae*, la nymphe ♀ a 4 mm. de taille. Grâce à sa connaissance approfondie des Chironomides libres, l'auteur tchèque met en évidence les particularités morphologiques, qui assignent à ces formes parasites une place unique dans l'ensemble des *Orthocladinae*.

En possession de trois imagos femelles, écloses sur des *Rhithrogena semicolorata*, à Vodnany, Tchécoslovaquie, KIEFFER (1925, p. 565; 1926 a, *in* ZAVREL, p. 280) crée le genre *Symbiocladius*, dont l'espèce type est *Phaenocladius rhithrogenae* Zavrel, 1924, devenue désormais *Symbiocladius rhithrogeane* (Zavrel, 1924). Ces exemplaires femelles mesuraient 4 mm. de long, ayant le corps d'un noir mat et les ailes blanches. Selon KIEFFER, la forme américaine, *Trissocladius equitans* Claassen, 1922, doit rentrer, elle aussi, dans ce nouveau genre.

DORIER (1926 a et b) découvre en France un cas de parasitisme du même ordre que ceux de ses devanciers. Il recueille dans une rivière, la Cumane, près de Saint-Vérand (Isère), des nymphes de *Rhithrogena semicolorata* portant sous les fourreaux alaires, différents stades du développement d'un Chironomide. Lors des récoltes faites, le 6 et le 20 mai 1926, la proportion des Éphémères contaminées se chiffrait respectivement à 60 p. 100 et à 55 p. 100. L'hydrobiologiste français décrit la jeune

1. M. le Professeur ZAVREL m'écrit (11-II-36) que les Éphémères porteuses de Chironomides parasites sont rares en Tchécoslovaquie. Depuis 1924, il a récolté une seule fois *Ph. microcephalus* dans la montagne Beskydy; quant à *Ph. rhithrogenae*, plusieurs échantillons lui ont été envoyés d'une station piscicole de la Bohême sud-ouest.

larve parasite, longue de 1-2 mm., attachée à l'hôte dans une position transverse, à l'intérieur d'un étui de sa propre sécrétion. Il étudie également la nymphe, d'une taille de 3,2 mm. dans le sexe ♂, s'abritant dans un sac soyeux, qui subsiste sur le dos de l'Éphémère, après l'éclosion du Chironomide. Ce ne serait, d'après DORIER, qu'un commensal, dont la métamorphose devancerait simplement celle de l'Éphémère. En outre, la présence d'une nymphe de Chironomide est signalée sur un *Ecdyurus* de provenance inconnue.

L'unique imago mâle, d'un noir mat et de 4 mm. de long, que DORIER avait obtenue, fut décrite par GOETGHEBUER (in DORIER 1926 b, p. 68) sous le nom de *Dactylocadius brevipalpis* Goet., 1926. Ultérieurement (1932, p. 84), le taxonomiste belge appelle cette espèce *Orthocadius brevipalpis*.

Dans son ouvrage sur les Invertébrés torrenticoles, HUBAULT (1927, p. 161) indique une deuxième station en France, dans les Hautes Vosges, vallée de la Meurthe au Rudlin, pour le parasite découvert par DORIER.

EDWARDS (1929 b, p. 309) reconnaît l'identité des imagos des deux sexes, que je lui avais envoyées de Roumanie, avec l'espèce tchécoslovaque *Symbiocladius rhithrogenae* (Zavrel, 1924). En même temps, il donne une brève description du *Symbiocladius* ♂ roumain.

Dans sa faune des Éphéméroptères de l'Allemagne, SCHOENEMUND (1930 b, p. 81) note la présence des larves et des nymphes d'un Chironomide indéterminé, sous les fourreaux alaires des nymphes d'*Heptagenia lateralis*. Il a récolté des *Heptagenia* parasitées, tant dans les cours d'eau lents du bassin de l'Ems et de Lippe, en Allemagne occidentale, que dans les torrents impétueux des Riesengebirge, en Allemagne orientale.

UÉNO MASUZO (1930) rencontre sur une Éphémère du Japon, le Chironomide parasite que l'on ne connaissait auparavant qu'aux États-Unis et en Europe. Dans la rivière Wachino, à Shimo-Ina (Wagô, province de Shinano), il trouve en octobre 1929, sur une centaine d'*Ecdyonurus*, un exemplaire sous les fourreaux alaires duquel était attaché un sac renfermant une nymphe ♂ de Chironomide. La figure du parasite *in situ* ressemble exactement à celles données par les auteurs antérieurs.

Dans une révision des *Phaenocladus*, d'après les caractères larvaires et nymphaux, THIENEMANN (1934 a, p. 32) place au voisinage de son nouveau genre *Euphaenocladus*, les formes de *Symbiocladius*, décrites en Tchécoslovaquie, Roumanie et Amérique du Nord, sous les différents noms énoncés plus haut. Mais il exclut de ce groupe d'espèces, la forme

française, *Dactylocladius brevipalpis* Goet., à tort d'ailleurs, ainsi que je le montre ci-après (p. 27).

Pour clore cette révision, je donne en un tableau le résumé synoptique des Chironomides commensaux et parasites comportant une détermination exacte.

Nos	ESPÈCE	HÔTE	RÉGIME	RÉPARTITION	AUTEURS
1	<i>Chironomus xenolabis</i> Kieff., 1916.	<i>Euspongilla lacustris</i> .	Prédateur ou parasite?	Russie, Lettonie.	LIPINA (1927), PAGAST (1934).
2	<i>Chironomus (Parachironomus) varus</i> Goet., 1921.	<i>Limnaea peregra</i> , <i>L. limosa</i> , <i>L. auricularia</i> , <i>Physa fontinalis</i> .	Endo-parasite ou prédateur?	Angleterre, Belgique, France, Hollande.	BARNARD (1911), EDWARDS (1929 b), MATHIAS et Mlle BOULLE (1933), Mme BENTHEM JETTING (1938), LENZ (1938), TONNOIR (1923).
3	<i>Dactylocladius commensalis</i> Tonn., 1923.	<i>Neocurupira hudsoni</i> .	Commensal.	Nouvelle-Zélande.	EDWARDS (1929 b).
4	<i>Eukiefferiella hospita</i> Edw., 1929.	<i>Simulium ornatum</i> .	Commensal facultatif.	Angleterre.	"
5	<i>Trichocladius dispar</i> (Goet., 1913).	<i>Simulium latipes</i> , <i>Simulium aureum</i> .	"	"	"
6	<i>Smittia (Camptocladius) ephemeræ</i> (Kieff., 1924).	<i>Ephemera vulgata</i> .	Commensal, épizoaire.	Tchécoslovaquie, Angleterre, Lettonie.	SULC (1924), EDWARDS (1929 b) PAGAST (1931).
7	<i>Symbiocladius equitans</i> (Claassen, 1922).	<i>Rhithrogena</i> sp.	Ecto-parasite.	Colorado (États-Unis).	CLAASSEN (1922).
8	<i>Symbiocladius rhithrogenæ</i> (Zavrel, 1924).	<i>Rhithrogena semicolorata</i> , <i>Heptagenia lateralis</i> .	"	Tchécoslovaquie, Roumanie, France.	ZAVREL (1924), KIEFFER (1925), CODREANU (1925-1935), DORIER (1926).

II. — RECHERCHES PERSONNELLES

C'est lors d'une récolte faite le 25-VIII-1923, dans la basse vallée de la Tufa, affluent gauche de la Prahova, immédiatement au nord de la Station Zoologique de Sinaïa, que j'ai trouvé pour la première fois des nymphes de *Rhithrogena semicolorata* portant les larves avancées et les nymphes d'un Chironomide ectoparasite. Du 10 au 13-IX, j'ai obtenu l'éclosion des premiers Chironomides adultes, 2 ♂ et 2 ♀, dont j'ai envoyé un couple aux fins de détermination à M. F.-W. EDWARDS (British Museum) en octobre 1924, par l'obligeant intermédiaire du Dr. D. KEILIN (Cambridge), qui en même temps, m'indiqua le travail de CLAASSEN (1922), sur la découverte de ce cas de parasitisme aux États-Unis. Ma trouvaille en Roumanie fut antérieure à la publication par ZAVREL (1924) de l'espèce ectoparasite de Tchécoslovaquie, dont les imagos ♀ servirent à KIEFFER (1925) pour créer le genre *Symbiocladius*. Je ne fus fixé sur l'identité de mon Chironomide (désigné d'abord comme un *Trissocladius*), avec *Sym-*

biocladius rhithrogenae (Zavrel 1924) que par une lettre du 11-III-1927 de M. F.-W. EDWARDS, et confirmée le 30-III-1928 après l'examen d'échantillons tchécoslovaques, que l'éminent diptérologiste avait reçu du professeur ZAVREL.

Le présent mémoire fut précédé de six notes préliminaires (CODREANU 1925, 1927 *a, b*, 1930, 1934, 1935), auxquelles j'aurai l'occasion de me reporter au cours des chapitres suivants. Pour ne plus augmenter les proportions de ce travail, je remets à plus tard la publication de mes données sur les stations explorées et les questions écologiques qui s'y rattachent. Le gros de mes matériaux proviennent de plusieurs cours d'eau, rapides et froids, de la région de Sinaïa (850-1.000 mètres d'altitude, Carpathes méridionales, Roumanie). Les observations sur le vivant, les élevages et les fixations histologiques furent effectués à la Station Zoologique, principalement durant les séjours mai-octobre 1932 et avril-novembre 1933. J'ai travaillé, en outre, entre juillet-septembre 1934, à l'Institut d'Hydrobiologie de Grenoble, en recueillant les Éphémères avec *Symbiocladius* dans la Cumane, en amont de Saint-Vérand (Isère), là même où DORIER (1926) avait découvert cet ectoparasite en France.

J'expose mes recherches dans l'ordre suivant. Je commence par l'étude de l'imago de *Symbiocladius*, libre à ce stade; j'y relève une intéressante répartition des sexes par rapport à la taille des hôtes, qui les hébergent (Chapitre premier). Je considère ensuite les phases successives du développement de *Symbiocladius* essayant d'en dégager les modifications dues au parasitisme; je souligne le polymorphisme larvaire et le dimorphisme sexuel des réserves protéiques du tissu adipeux (Chapitre II). Je m'occupe des faits éthologiques le long du cycle et qui sont en rapport avec le mode de localisation de l'ectoparasite sur l'Éphémère; en outre, je relate la migration des yeux à la veille des mues larvaires, l'acte des différentes mues jusqu'à l'éclosion imaginale de *Symbiocladius*, ainsi que le comportement de celui-ci lors de la mue de la nymphe-hôte (Chapitre III). Je fais connaître à l'aide des résultats des élevages parallèles d'Éphémères indemnes, parasitées et expérimentalement privées de leur *Symbiocladius*, la remarquable concordance qui règle le développement de l'ectoparasite sur celui de l'hôte (Chapitre IV). Je mets en évidence, comparativement aux témoins normaux, les principaux troubles qui se produisent dans la croissance des nymphes parasitées et qui intéressent tant les caractères somatiques que sexuels (Chapitre V). Je fais précéder l'analyse des phénomènes réactionnels observés dans l'hémo-

cœle des hôtes, par une mise au point de la cytologie du sang des Insectes ; je démontre la nutrition hémophage de la larve de *Symbiocladius* et j'envisage le cas où la cavité générale de l'Éphémère est envahie par certains Protistes ; j'identifie les principales structures inflammatoires provoquées chez les hôtes (Chapitre VI). J'étudie les phases locale et généralisée de la réaction néoplasique maligne des Éphémères parasitées, ses effets sur le développement de l'organisme hospitalier, son rôle nourricier pour l'ectoparasite ; je dégage la signification générale de ce processus proliférant relativement aux faits connus chez les Insectes et aux phénomènes tumoraux des Vertébrés (Chapitre VII). En dernier lieu, une revue critique des néoplasies décrites chez les Invertébrés, m'offre l'occasion de rectifier, entre autres, le problème des tumeurs héréditaires de la *Drosophila* (Chapitre VIII).

CHAPITRE PREMIER

L'ÉTAT IMAGINAL DE *SYMBIOCLADIUS RHITHROGENAE* (Zavrel 1924)

§ 1. — Description de l'adulte mâle et femelle

1. — MORPHOLOGIE EXTERNE

J'ai disposé de nombreux exemplaires, tous éclos en élevage sur les nymphes de deux espèces d'Éphémères : *Rhithrogena semicolorata* et *Heptagenia lateralis*, tant en Roumanie qu'en France. Aucun caractère descriptif ne sépare les matériaux de ces diverses provenances, qui se rapportent à une seule et même espèce, *Symbiocladius rhithrogenae* (Zavrel 1924).

Le dimorphisme sexuel très net, caractéristique pour tous les Chironomides qui volent, se trouve renforcé dans cette espèce par un contraste particulier entre l'aspect massif de la femelle et la forme élancée du mâle (pl. I, fig. 1, 2). Ce sont des moucheron de couleur d'un noir mat, aux ailes opalescentes, attachées à un thorax puissant, qui protège en avant la tête petite, repoussée ventralement ; au thorax, auquel s'insèrent en même temps les pattes grêles et diaphanes, fait suite l'abdomen, svelte chez le mâle, rebondi chez la femelle.

La tête aplatie, perpendiculaire à l'axe du corps, porte latéralement une paire d'yeux composés, noirs et glabres, distants l'un de l'autre de

plus de leur longueur; les yeux apparaissent ovoïdes ou réniformes, suivant qu'on les regarde de profil ou de face. Le front, bordé en arrière par un vertex foncé, offre un sillon longitudinal médian, qui se bifurque antérieurement en une suture transverse, dont les deux branches abou-



FIG. 1. *Symbiocladius rhithrogenae*, imago; A, ♀, antenne gauche, face sternale (*Rhithrogena*, Roumanie) ($\times 240$); B, ♂, palpe maxillaire gauche, face tergale, type long à 3 articles distincts; C, ♂, palpe maxillaire droit, face tergale, type court aux articles 2 et 3 réduits et fusionnés (*Rhithrogena*, Roumanie) ($\times 460$).

tissent sur les côtés aux « tunnels chitineux », lesquels communiquent avec la face inférieure de la tête.

Les deux antennes implantées sur le front sont très différentes d'un sexe à l'autre. Chez le mâle, elles sont noires, développées, plumeuses, composées chacune de 14 articles, le dernier étant un peu plus long que les articles 2-13 réunis; l'article basal, très renflé et fortement chitinisé,

constitue un organe auditif. Par contre, la femelle a des antennes courtes, fines, d'un gris foncé, formées de 6 articles, entièrement pubescents (fig. 1, *A*). L'article distal atténué vers le bout, dépasse en longueur l'ensemble des articles 3-5; l'article 2, plus épais que les suivants, présente un étranglement, très accusé chez les spécimens français; l'article proximal est moins volumineux que son homologue mâle.

L'appareil buccal atrophié, dépourvu de mandibules, n'est pas fonctionnel. A la dissection, on le décompose dans les parties suivantes : 1° une pièce supérieure, comprenant successivement d'avant en arrière, d'abord l'épistome chitinisé, deux fois plus long que large, au bord antérieur arrondi, ensuite le labre membraneux, et finalement la langue chitineuse, pointue; 2° une pièce inférieure paire, arquée et velue, le labium; 3° deux palpes latérales très courtes et pubescentes, seuls vestiges des maxilles. Les palpes maxillaires comprennent trois articles, dont le basal, ramassé, est bien distinct des deux autres, allongés et plus ou moins fusionnés entre eux (fig. 1, *B*). Tels beaucoup d'organes en voie de régression, ces palpes ont une forme irrégulière, tortueuse, susceptible de varier d'un individu à l'autre et même du côté droit au côté gauche d'un sujet donné; le dernier article est parfois réduit à un moignon (fig. 1, *C*).

Le thorax est dorsalement d'un noir franc, tandis que sa face ventrale est d'un noir velouté. Ces deux nuances se retrouvent sur l'abdomen du mâle, dont les tergites sont abondamment couverts de poils longs et clairs. Chez la femelle, l'abdomen a une coloration grise, à laquelle se mêle ventralement un peu de jaune, dû aux œufs que l'on aperçoit à travers la paroi du corps; de nombreux poils courts et blanchâtres revêtent les tergites abdominaux. Comme chez tous les *Orthocladiinae*, le pronotum forme un collier étroit, unique; le métanotum est marqué d'un sillon médian; le mésosternum présente une suture nette comprise entre les coxas intermédiaires et antérieures. Sur le mésonotum, les sillons latéraux décrivent deux lignes courbes, ouvertes du côté externe et jalonnées de plusieurs poils blancs et courts. Il y a deux paires de stigmates thoraciques : l'une est située à la limite antérieure de l'aire triangulaire membraneuse du mésothorax; l'autre occupe sur le métathorax une position légèrement ventrale par rapport aux balanciers.

L'abdomen compte neuf segments, dans les deux sexes. Les premiers six sternites abdominaux du mâle sont mous et se trouvent serrés sous les tergites correspondants; ces derniers, du 6^e au 8^e, ont le bord postérieur plus large que l'antérieur; il en résulte une marge en dents de scie

de chaque côté de l'extrémité caudale. L'abdomen volumineux de la femelle se rétrécit graduellement vers l'extrémité postérieure. Les sept paires de stigmates abdominaux s'observent difficilement.

Le 9^e segment abdominal porte l'appareil copulateur, plus simple chez la femelle que chez le mâle, où sous le nom d'*hypopygium*, on lui accorde une grande valeur taxonomique. L'hypopyge des *Orthoclaadiinae*

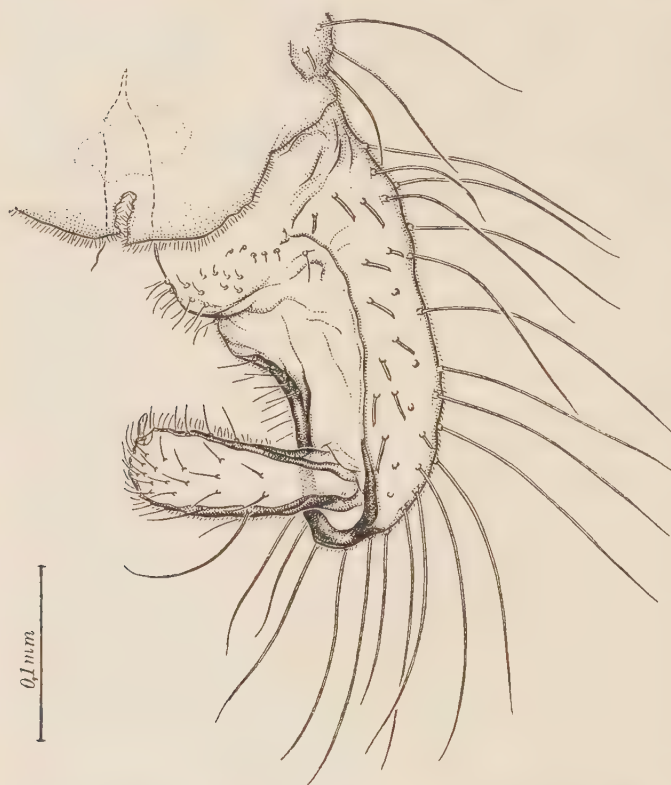


FIG. II. *Symbiocladius rhithrogenae*, imago ♂, hypopygium, moitié droite, face tergale (*Rhithrogena*, Roumanie) ($\times 2.0$).

ne subit pas d'inversion; c'est un organe pair, inséré au-dessous du 9^e tergite abdominal; il se compose de deux articles, dont l'apical, mobile se rabat dorsalement sur le basal, ainsi qu'une lame de canif. Chez *Symbiocladius rhithrogenae* mâle (fig. II), le 9^e tergite abdominal est dépourvu de pointe anale; son bord caudal convexe montre une étroite échancrure médiane; finement velu,

d'aspect plus clair que les tergites précédents, il est flanqué de deux petits sclérites latéraux, munis de longues soies. L'hypopyge, entièrement pubescent, présente un article basal en forme de cuillère, sensiblement plus gros que l'apical, claviforme; le premier article, hérissé vers l'extérieur de longues soies recourbées, possède du côté interne un lobe médian, obtus, avec des poils courts; l'article terminal est pourvu d'une ou deux épines sous-apicales; souvent, chez un même individu, on voit une seule épine à gauche et deux à droite, ou inversement.

Les ailes sont laiteuses irisées, aux nervures jaune doré en lumière réfléchie; elles sont transparentes, d'un jaune rosé, en lumière transmise. Les ailes de la femelle sont plus larges que celles du mâle (fig. III, A, B); aussi chez la première, elles dépassent le corps, alors qu'elles sont plus courtes que l'abdomen chez ce dernier. La membrane alaire est nue, finement granulée, sans microtriches. Tout le pourtour de l'aile est frangé de poils,

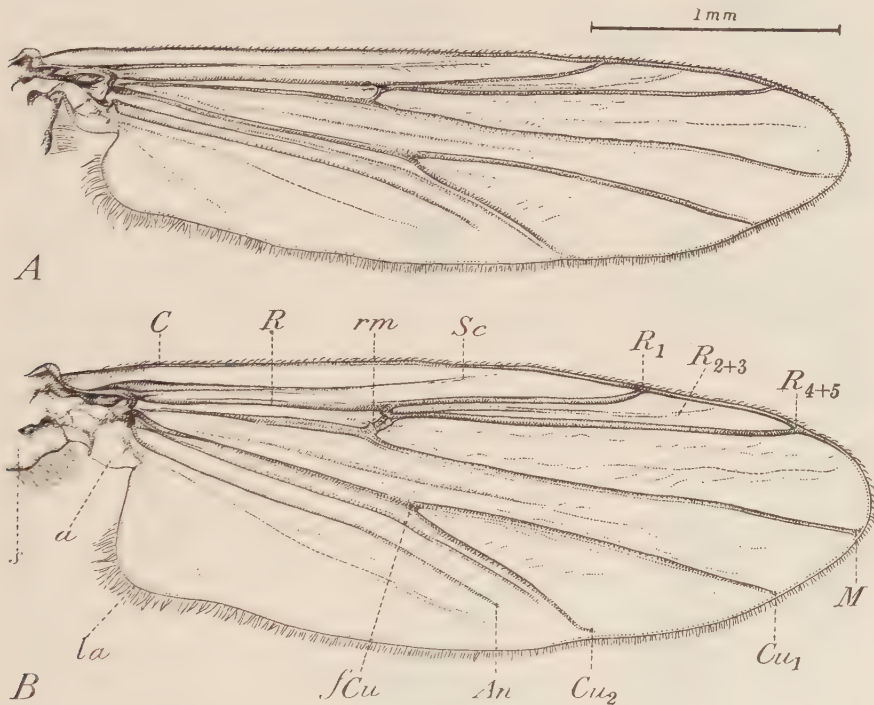


FIG. III. *Symbiocladius rhithrogenae*, imago, ailes droites, face tergale ($\times 33$); A, ♂ (*Rhithrogena*, Roumanie); B, ♀ (*Heptagenia*, Roumanie), dont la nervation est notée selon COMSTOCK-NEEDHAM; a, alula; An, anale; C, costale; Cu_1 , Cu_2 , les deux rameaux de la cubitale; fCu, fourche cubitale; la, lobe anal; M, médiale; R, radiale; R_1 , R_2+3 , R_4+5 , les trois rameaux de la radiale; rm, nervure transverse; s, squamæ; Sc, subcostale.

très courts sur le bord antérieur, progressivement allongés sur le bord postérieur, en direction du lobe anal; celui-ci, de même que la squame rattachant l'aile au thorax, sont ornés de poils longs. Le lobe anal, assez développé, est taillé presque à angle droit chez la femelle; il est, par contre, arrondi et plus saillant chez le mâle. Les balanciers sont glabres, d'un gris jaunâtre.

Je décris la nervation alaire, suivant la terminologie de COMSTOCK-

NEEDHAM (1898), adoptée par EDWARDS (1929 b, p. 284). La nervure costale (C) se prolonge peu au delà de sa rencontre avec le rameau radial R_{4+5} , lequel est de deux tiers (1,6-1,7) plus long que la radiale R_1 . En même temps, R_{4+5} aboutit un peu plus distalement que la branche

cubitale Cu_1 . La nervure anale (An) dépasse de beaucoup le niveau de la fourche cubitale (f. Cu); cette dernière a une position nettement distale par rapport à la nervure transverse (r-m), reliant en direction oblique R_{4+5} à la médiale (M). La branche cubitale Cu_2 est très faiblement arquée.

Les pattes sont plus allongées, plus grêles, plus sombres et leurs poils sont plus longs, chez le mâle que chez la femelle. Les fémurs sont gris foncé, les tibias et les tarses d'un gris jaune, les articulations et les griffes à peu près noires. Le tibia an-

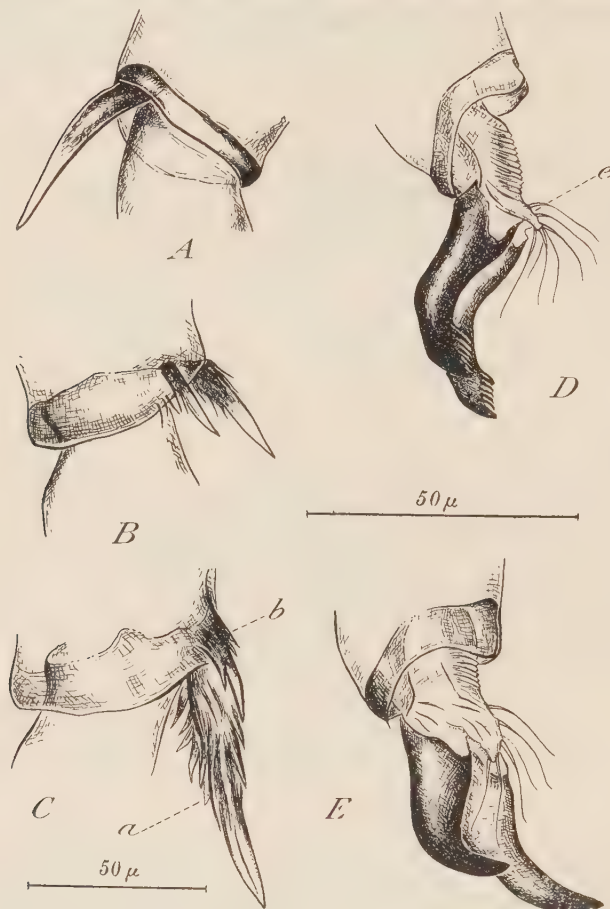


FIG. IV. *Symbiocladius rhithrogenae*, imago; A-C, ♂, éperons de l'extrémité distale des tibias 1-3 (*Rhithrogena*, Roumanie) ($\times 460$); D, griffes tronquées du ♂ (*Heptagenia*, France); E, griffes pointues de la ♀ (*Rhithrogena*, France) ($\times 710$); a, b, les deux éperons inégaux des tibias de la 3^e paire; e, empodium.

térieur, presque d'un demi (1,4-1,5) plus long que le premier article tarsien, est muni d'un éperon du côté interne de son extrémité distale; le tibia intermédiaire présente au même endroit deux petits éperons; enfin, le tibia postérieur, sans peigne, y est pourvu de deux éperons très inégaux, le plus grand étant très barbelé (fig. IV, A-C). Tous les tarses

ont le 4^e article légèrement plus court que le 5^e. Chaque patte se termine par une paire d'ongles recourbés, aux extrémités pointues chez la femelle, tronquées et finement cannelées chez le mâle ; ventralement, l'empodium très court, poilu, émerge à peine à la base des crochets ; les pulvilles manquent (fig. IV, D-E).

II. — ORGANISATION INTERNE

Voici un aperçu schématique de l'anatomie de l'état adulte, étudiée dans les deux sexes, sur des coupes histologiques sériees, de *Symbiocladius* venant d'éclore. En général, le mâle offre un tableau anatomique plus net que la femelle ; d'un sexe à l'autre, les différences maxima intéressent la région abdominale, qui abrite l'appareil génital ; chez les deux sexes, la majeure partie du thorax est occupée par les masses musculaires longitudinales tergaux et transversales sternales, commandant les mouvements des ailes et des pattes.

a) *Mâle*. — Le système nerveux montre, par rapport à celui de la larve (p. 48) les principales modifications suivantes : le cerveau et le ganglion sous-œsophagien se trouvent à l'intérieur de la tête, et non plus dans le prothorax ; la chaîne abdominale comprend six ganglions, au lieu de sept ; il manque le premier ganglion abdominal, vraisemblablement fusionné au dernier thoracique. En outre, les ganglions thoraciques, sensiblement plus volumineux que les abdominaux, fournissent ventralement des nerfs aux trois paires de pattes ; les ganglions méso- et méta-thoracique, très rapprochés entre eux, sont par contre assez éloignés du ganglion prothoracique ; l'ultime ganglion abdominal, plus gros que les autres, logé au début du 7^e segment, émet en arrière une paire de nerfs, qui vont jusqu'à la base de l'hypopyge.

Le tractus digestif forme un conduit étroit, de la bouche à la fin du thorax ; au commencement du mésothorax, on reconnaît une valvule, précédée par un léger renflement stomodéal. Passant dans l'abdomen, le mésentéron devient un large tube, à paroi excessivement fine ; entouré d'un abondant manchon de tissu adipeux, il se rétrécit brusquement au niveau d'insertion des tubes de Malpighi, à la limite des 6^e et 7^e segments abdominaux. *In vivo*, l'intestin moyen est rempli d'air, jouant un rôle aérostatique pendant le vol. L'intestin postérieur présente deux chambres successives : un côlon et un rectum, le dernier pourvu d'une paire de

papilles latéro-antérieures, semblables à celles décrites par MIALL et HAMMOND (1900, p. 107, fig. 77) chez *Chironomus dorsalis*. Le pertuis anal se trouve sur le 9^e tergite abdominal.

Les glandes salivaires, très développées et situées dans les segments thoraciques chez la larve, ne sont plus reconnaissables chez l'imago.

L'appareil génital¹ débute par une paire de testicules affaissés, logés de chaque côté de l'intestin, dans le 6^e segment abdominal; ayant évacué leur charge spermatique, les gonades mâles sont à peu près réduites à une tunique péritonéale mince et fripée. Suivent les deux vaisseaux déférents, d'origine mésodermique, qui descendent jusqu'à la moitié du 8^e segment abdominal, se courbent aussitôt et remontent vers la région postérieure du 7^e segment, où ils débouchent, en s'élargissant, au sommet du canal éjaculateur. Celui-ci est une différenciation hypodermique double, formée de deux tubes coalescents en longueur, s'étendant ventralement du 7^e au 9^e segment abdominal. Le canal éjaculateur a une paroi épaisse, glandulaire, produisant une sécrétion intensivement basophile dans sa partie moyenne et éosinophile à ses deux extrémités. L'ouverture génitale est placée sur la membrane articulaire du 8^e sternite abdominal et de l'hypopyge. Les spermatozoïdes filiformes sont accumulés tout le long des conduits déférents, sans avoir pénétré dans le canal éjaculateur, chez le mâle fraîchement éclos.

b) *Femelle*. — Je ne ferai que relever ici, les différences les plus importantes vis-à-vis de l'anatomie de l'imago mâle. La chaîne ganglionnaire, conforme à celle du sexe précédent, est dans la région abdominale, fortement comprimée entre la masse des œufs et la paroi ventrale du corps. A la suite de l'extension des organes reproducteurs dans l'abdomen, la dilatation aérifère du mésentéron se trouve refoulée en avant, dans le méso- et le métathorax, ainsi que du côté dorsal, dans les trois premiers segments abdominaux. D'une part, le segment intestinal reliant l'œsophage au mésentéron distendu, est pelotonné au niveau du prothorax. D'autre part, tout l'intestin postérieur et les tubes de Malpighi, pressés entre la glande mucipare et la paroi abdominale dorsale, sont devenus indistincts.

Les ovaires occupent ventralement la majeure partie de la cavité

1. Voir page 62, le développement de l'appareil reproducteur, à la fin de la vie larvaire de *Symbiocladius*, dans les deux sexes.

abdominale, du premier au dernier segment; ils renferment, sous une mince enveloppe péritonéale, une multitude d'ovules libres. La glande à mucilage figure une vaste poche dorsale, de forme ellipsoïdale allongée, allant du 4^e segment jusqu'à la fin de l'abdomen; de provenance hypodermique, elle comprend une masse de sécrétion vitreuse, entourée d'un épithélium basophile très aplati. Contre la paroi du 8^e sternite abdominal, on observe une paire de spermathèques minuscules, pareilles à deux vésicules piriformes, très rapprochées entre elles, se prolongeant chacune par un canal court. Déjà chez la nymphe âgée, elles sont visibles par transparence, grâce à la couche chitineuse brune qui tapisse leur lumière arrondie. L'oviducte commun s'ouvre à la fin du 8^e sternite abdominal, au-dessus de l'orifice de la glande mucipare.

III. — DISCUSSION TAXONOMIQUE

KIEFFER (1925, p. 565; 1926 *a*, in ZAVREL, p. 280) fut le premier à décrire l'imago de *Symbiocladius rhithrogenae* (Zavrel, 1924), dont il ne connaissait que le sexe femelle. Sauf quelques détails secondaires, ses deux diagnoses sont exactes. En même temps, l'illustre systématicien éleva au rang de genre nouveau l'espèce *rhithrogenae* jusqu'alors rangée parmi les *Phaenocladius*. Ultérieurement, tous les auteurs ont associé le nom de KIEFFER à celui de cette espèce, oubliant que celle-ci fut premièrement établie par ZAVREL (1924, p. 20, 35), sur la base des caractères larvaires et nymphaux.

EDWARDS (1929 *b*, p. 309) donne la première diagnose de l'imago mâle, d'après un échantillon de Roumanie. La présence aux tibias postérieurs, d'un second éperon plus petit, bien vu par KIEFFER, a échappé à l'auteur anglais (voir fig. iv, C).

GOETGHEBUER (1932, Faune de France), distingue deux Chironomides à larves parasites des nymphes de *Rhithrogena* : 1^o « *Trissocladius rhithrogenae* Kieff., 1925 (*Symbiocladius rhithrogenae* Kieff., 1925) » vivant en Roumanie (p. 51); 2^o « *Orthocladius brevipalpis* Goetgh., 1926 » espèce française, désignée d'abord comme « *Dactylocladius brevipalpis* Goetgh., 1926 » (p. 84). Mon séjour à Grenoble, m'a permis de comparer soigneusement les *Symbiocladius rhithrogenae* de Roumanie avec des exemplaires français des deux sexes, rigoureusement de la même provenance que l'unique mâle, communiqué par DORIER à GOETGHEBUER. J'ai relevé une seule différence dans l'antenne femelle, où le deuxième article est affecté d'un étranglement plus accusé chez les sujets français qu'ailleurs. A part cela, tous les caractères qui devraient différencier l'espèce de GOETGHEBUER de *Symbiocladius rhithrogenae*, reposent sur autant d'inattentions du taxonomiste belge. Ces dernières, je les cite d'après sa diagnose de 1926 (in DORIER *b*, p. 68, fig. iii), plus détaillée que celle de 1932, en les rectifiant dans la colonne de droite.

« *Dactylocladius brevipalpis* Goetgh., 1926 »

« Palpes de 4 articles... l'article basal... presque double du 2^e, les 3-4... subégaux, le dernier au plus 3 fois aussi long que gros. »

« Antennes de 14 articles... le 14^e près de 2 fois aussi long que les 2-13 réunis. »

« Pattes antérieures... le 5^e article [du tarse] presque 3 fois aussi long que le 4^e. »

« ...balanciers à longs poils. »

« Éperons des tibias postérieurs barbelés... »

« ...crochets... fortement épaissis à l'extrémité. »

« Cubitale¹ [$R_4 + 5$]... plus éloignée de l'extrémité de la discoïdale [M] que le rameau antérieur de la posticale [Cu_1]. »

RECTIFICATIONS

Palpes de 3 articles, le basal plus gros et environ deux fois plus court que le 2^e; les 2^e et 3^e articles fusionnés entre eux, de largeur nettement décroissante; article apical en régression, au plus deux fois aussi long que large (fig. I, B-C).

Le 14^e article des antennes est pratiquement égal à la longueur des 2-13 réunis.

A toutes les pattes, le 5^e article du tarse à peine plus long que le 4^e (pl. I, fig. 1, 2).

Balanciers glabres.

A côté de l'éperon barbelé, il existe un second éperon très réduit (fig. IV, C).

Crochets épaissis à l'extrémité seulement dans le sexe mâle; ils sont pointus chez la femelle (fig. IV, D-E).

La fin de la radiale $R_4 + 5$ légèrement plus rapprochée de l'extrémité de la médiale (M), que la fin de la cubitale (Cu_1) (fig. III, A, E).

Il s'ensuit que « *Dactylocladius brevipalpis* Goetgh., 1926 » doit être mis en synonymie avec *Symbiocladius rhithrogenae* (Zavrel, 1924), qui représente la véritable identité du Chironomide parasite, découvert par DORIER en France.

Phaenocladius microcephalus, dont les larves et les nymphes furent trouvées par ZAVREL (1924, p. 16, 34, fig.) sur des nymphes d'*Ecdyurus fluminum*, est une espèce litigieuse du genre *Symbiocladius*. D'une part, son état adulte demeure inconnu, d'autre part, ses caractères larvaires et nymphaux ne la tranchent pas suffisamment de *S. rhithrogenae* (voir p. 69). Tout au plus, s'agit-il d'une forme de cette dernière espèce.

Par contre, il résulte de la diagnose de CLAASSEN (1922, p. 397, pl. XLIII), établie avec le concours du systématique bien connu, O.-A. JOHANSEN, que *Trissocladius equitans* de l'Amérique du Nord, tout en se rattachant au genre *Symbiocladius* (cf. KIEFFER), constituerait en raison de sa taille plus grande, la conformation différente de ses palpes maxillaires, etc., une espèce distincte de *S. rhithrogenae*.

En résumé, le genre *Symbiocladius* Kieffer, 1925

Imago (= I) : KIEFFER, 1925, p. 565; 1926 a, in ZAVREL, p. 280. EDWARDS, 1929 b, p. 309. GOETGHEBUER, 1932, p. 50. — Métamorphoses (= M) : THIENEMANN, 1934 a, p. 32.

comprend deux espèces :

1^o *Symbiocladius equitans* (Claassen, 1922) : Amérique du Nord. KIEFFER, *ibid* (I).

Trissocladius equitans : CLAASSEN, 1922, p. 395, figs (I + M). LESTAGE, 1924, p. 62 (M.)? Chironomide non det. : UENO MASUZO, 1930, p. 46, fig. (M), Japon.

2^o *Symbiocladius rhithrogenae* (Zavrel, 1924) : Europe.

KIEFFER, EDWARDS, *ibid*. (I). CODREANU 1930 b, p. 1462; 1934, p. 100; 1935, p. 102 (M).

Phaenocladius rhithrogenae : ZAVREL, 1924, p. 20, 35, figs (M.).

Phaenocladius sp. : HUBAULT, 1927, p. 161, fig. 34 (M).

1. Comme GOETGHEBUER emploie ici la terminologie de WINNERTZ [(1852), j'ai indiqué entre crochets la notation correspondante suivant COMSTOCK-NEEDHAM.

Trissocladius sp. : CODREANU, 1925, p. 731; 1927 a, p. 1433, figs.; b, p. 1435, fig. (M).

Trissocladius rhithrogenae : GOETGHEBUER, 1932, p. 51 (I).

Dactylocladius brevipalpis : GOETGHEBUER, 1926, in DORIER b, p. 68, fig. III (I). DORIER, 1926 a, b, figs. SCHÖNEMUND, 1930 b, p. 81 (M).

Orthocladius brevipalpis : GOETGHEBUER, 1932, p. 84 (I).

?*Phaenocladius microcephalus* : ZAVREL, 1924, p. 16, 34, figs. (M.)

KIEFFER n'a pas défini la position systématique de son genre *Symbiocladius*, parmi les *Orthocladiinae*. EDWARDS le place d'après les caractères des yeux, antennes, ailes et tarses, au voisinage des *Orthocladius s. str.*, groupe C (1929 b, p. 344), sous-genre *Orthocladius* (v. d. W.) Kieff., genre *Spaniotoma* Phil. GOETGHEBUER reconnaît des affinités analogues à son *O. brevipalpis* décrit d'abord comme un *Dactylocladius*, et qui n'est en réalité qu'un synonyme de *S. rhithrogenae*. Mais en même temps, n'admettant pas le genre *Symbiocladius*, il fait rentrer l'espèce *rhithrogenae*, qu'il croit distincte de la précédente, dans le genre *Trissocladius* Kieff. Avant la création du genre *Symbiocladius*, JOHANSEN (in CLAASSEN) avait considéré, lui aussi, le Chironomide parasite nord-américain comme un *Trissocladius*, et ce fut également la première opinion d'EDWARDS pour les spécimens roumains.

Doit-on conserver l'indépendance du genre *Symbiocladius*, ou bien l'incorporer à une catégorie taxonomique préexistante? C'est un genre encore pauvre en espèces; le parasitisme des larves n'a pas effacé les liens de parenté des imagos avec les *Orthocladius* libres. Cependant, l'indécision des systématiciens et surtout les caractéristiques larvaires et nymphales du genre (p. 68) plaident pour son maintien.

Malgré les données discontinues que l'on possède, la répartition géographique du genre *Symbiocladius* apparaît d'ores et déjà comme remarquablement étendue. En Europe, il ne semble exister qu'une seule espèce, *S. rhithrogenae*, déterminée avec certitude en Tchécoslovaquie, en Roumanie et en France; les parasites rencontrés en Allemagne s'y rapportent vraisemblablement. Une seconde espèce, *S. equitans* se trouve dans l'Amérique du Nord. On ignore la valeur spécifique du Chironomide parasite signalé au Japon, mais sa position à l'intérieur du genre *Symbiocladius* ne fait pas de doute. La présence des représentants du genre *Symbiocladius* sur les trois continents de la région holarctique témoigne d'une ancienneté considérable de ce type de parasitisme. Ceci est en accord avec les documents paléontologiques, selon lesquels des Éphémères voisines de celles d'aujourd'hui existent depuis le début du mésozoïque et l'apparition des Diptères Nématocères, remonte au Jurassique inférieur (HANDLIRSCH in SCHROEDER 1925, t. III, pp. 350-358.).

§ 2. — Données biologiques et statistiques

I. — COMPORTEMENT DES ADULTES

La vie imaginale de *Symbiocladius rhithrogenae* est fort brève, ne dépassant guère 48 heures en captivité, à la température de 16° C, en milieu humide. Les figures 1 et 2 (pl. I) montrent les deux sexes dans l'attitude de repos, les ailes disposées en toit au-dessus de l'abdomen,

la première paire de pattes portée en avant, la deuxième latéralement, la troisième en arrière. La démarche de ces Chironomides est peu sûre, titubante; à chaque instant, on les voit tomber à l'envers. En revanche, leur faculté de vol est bien développée; ils manifestent un phototropisme positif très accusé, se dirigeant toujours du côté le plus éclairé, fenêtre ou ampoule électrique.

Tel qu'il était à présumer d'après l'état régressif de leur appareil buccal et de leur intestin, les *Symbiocladius* adultes sont incapables de s'alimenter; ils doivent être considérés comme des organismes auto-phages, vivant sur leurs réserves, ce qui est d'ailleurs une condition générale chez les Chironomides.

Dans un espace clos, les mâles restent indifférents vis-à-vis des femelles; celles-ci avant de mourir, expulsent parfois, et même à sec, une partie de leur ponte, qui n'évolue pas. Fort probablement, à l'instar d'autres Chironomides, les imagos de *Symbiocladius* s'accouplent uniquement à la faveur d'un vol nuptial.

II. — TAILLE

J'indique dans le tableau numérique I, la variation de la taille imaginale de *Symbiocladius rhithrogenae*, en fonction du sexe, de l'Ephémère-hôte (*Heptagenia*, *Rhithrogena*) et du pays d'origine (Roumanie, France). Ces chiffres résultent de la mensuration de 32 ♂♂ et de 33 ♀♀, à raison de 9-12 individus pour chaque classe; les mesures furent prises de la pointe du thorax à l'extrémité abdominale, sur des croquis à la chambre claire, en vue dorsale, d'échantillons conservés dans l'alcool.

TABLEAU I. — Variation de la taille imaginale de *Symbiocladius rhithrogenae*.

TAILLE IMAGINALE EN mm.	<i>Symbiocladius</i> ♂♂			<i>Symbiocladius</i> ♀♀		
	<i>Heptagenia</i>	<i>Rhithrogena</i>		<i>Heptagenia</i>	<i>Rhithrogena</i>	
		ROUMANIE	FRANCE		ROUMANIE	FRANCE.
Minimum.....	3,1	3,7	3,8	2,7	3	
Maximum.....	4,2	4,3	4,3	4,1	4,2	4,1
Moyenne.....	3,8	4	4	3,4	3,7	3,8

Il est à remarquer d'abord, que les adultes mâles de *Symbiocladius* sont généralement plus longs que les femelles: sur les 65 sujets mesurés, la moyenne arithmétique de la taille est de 3,9 mm. pour les premiers et

seulement de 3,6 mm. pour les secondes. Ce rapport en faveur de la taille des mâles est un effet direct de la métamorphose, car il se trouve inversé aux stades larvaire et nymphal, où les femelles sont plus longues que les mâles (p. 65).

Pour un sexe donné, la différence de taille est négligeable entre les exemplaires roumains et français, développés sur des hôtes de la même espèce. En Roumanie, les *Symbiocladius* éclos sur *Heptagenia* ont une taille inférieure à celle des individus provenant de *Rhithrogena*; d'ailleurs, *Heptagenia* est un hôte plus petit que *Rhithrogena*.

Pour une espèce-hôte déterminée, la variation de la taille des *Symbiocladius* est parallèle à la grande amplitude de variation, qu'offrent les nymphes parasitées elles-mêmes (p. 154). On peut s'assurer, en élevage, qu'une Éphémère de taille réduite livrera un Chironomide également petit. Cette dépendance de la taille du parasite adulte vis-à-vis de la taille de son hôte, s'explique par la quantité de nourriture que *Symbiocladius* absorbe pendant sa vie larvaire, quantité forcément liée à la taille de l'Éphémère. Ce n'est d'ailleurs qu'une vérification du déterminisme, généralement établi chez les Insectes, de la taille imaginale en fonction du quantum alimentaire consommé à l'état larvaire.

III. — ÉPOQUES DES ÉCLOSIONS IMAGINALES

Entre 1923-1935, j'ai eu l'occasion de recueillir à tous les mois de l'année et plusieurs fois chaque mois, des Éphémères porteuses de *Symbiocladius*, dans les torrents des environs de Sinaïa, Roumanie, à une altitude de 900-1.000 mètres.

Sur les nymphes de *Rhithrogena*, j'ai noté les éclosions les plus précoces du Chironomide le 21 mai 1926 et les plus tardives, le 28 octobre 1933; des éclosions se produisent au cours des différents mois de la belle saison, compris dans cet intervalle; par contre, de novembre au début de mai, les nymphes de *Symbiocladius* manquent et il n'y a pas d'éclosions imaginale.

On est amené à reconnaître ainsi une première génération, de longue durée, dont les larves au 1^{er} stade, issues de la ponte des parents éclos au commencement de l'automne, évoluent pendant l'hiver et surtout le printemps suivant, et finalement se métamorphosent de la seconde moitié de mai au début de juin. Les générations ultérieures sont plus difficiles à séparer, en raison de leur développement rapide, qui s'éche-

lonne en absence d'un synchronisme net, durant les mois d'été. Des larves primaires, que l'on trouve en mai-juin, dérivent vers la mi-juillet, les imagos représentant une seconde génération. Fin juillet, début d'août, on rencontre à nouveau quantité de larves au 1^{er} stade, qui donneront une troisième et dernière génération imaginale, comportant un maximum d'éclosions en septembre (voir tabl. VIII, p. 77).

En France, dans la Cumane (près de Saint-Vérand, Isère), les éclosions signalées par DORIER, le 6 mai 1926, se rapportent certainement à la génération hivernante du Chironomide, qui se métamorphose plus tôt, vu la faible altitude, d'environ 300 mètres de la région en question. Au même endroit, du 24 juillet au 21 septembre 1934, j'ai, moi-même, enregistré l'éclosion de deux générations imaginale, s'échelonnant l'une au début d'août, l'autre au courant de septembre. Il est à supposer, que le climat plus doux de la station française, en abrégant la génération d'hiver, permettrait l'existence d'encore trois générations d'été, au lieu des deux observées en Roumanie.

Sur les nymphes d'*Heptagenia* de la région de Sinaïa, les éclosions imaginale de *Symbiocladius* se poursuivent de la fin juin à la fin novembre : elles commencent et finissent donc approximativement un mois plus tard que sur les *Rhithrogena*. En outre, sur *Heptagenia*, les générations d'été s'échelonnent à tel point, qu'il est pratiquement impossible de les délimiter. Toutefois, dans ses grandes lignes, la succession annuelle des générations reste la même sur les deux espèces-hôtes (voir tabl. IX, p. 78).

Fait remarquable, les époques des éclosions imaginale du Chironomide s'encadrent dans les limites extrêmes de l'essaimage des adultes indemnes des Éphémères-hôtes. De plus, entre les périodes d'éclosion d'*Heptagenia* et de *Rhithrogena*, il existe un décalage pareil à celui constaté pour les *Symbiocladius* respectivement parasites de ces deux espèces. Et à l'échelonnement de l'évolution du Chironomide en été, il correspond un développement échelonné des espèces-hôtes elles-mêmes. Ces relations ne sont qu'une confirmation, dans la nature, des rapports déterminés et concordants, que l'on découvre en élevage entre la croissance du Chironomide et celle de son Éphémère (voir chap. IV).

Chez les Chironomides à larves libres, par exemple *Zavreliella*, il n'y aurait qu'une seule génération par année, la métamorphose et l'éclosion des imagos s'échelonnant de mai à octobre (ZAVREL 1926 b, p. 37). Par contre, PAUSE (1919, p. 366) indique pour *Chironomus gregarius* quatre

générations annuelles, la durée du cycle étant de 6 semaines environ, pendant la belle saison. SADLER (1935) trouve à Ithaca, New York, également quatre générations par an, chez *Chironomus tentans* Fabr.

IV. — RELATION ENTRE LE SEXE DES PARASITES ET LA TAILLE DES HÔTES

Quelle est la proportion numérique des sexes chez les *Symbiocladius* adultes ? Voici quelques résultats d'élevage :

<i>Heptagenia</i> , 27-VII — 14-VIII 1932,	<i>Symbiocladius</i> : 58 ♂♂, 65 ♀♀.
<i>Rhithrogena</i> , 13-VI — 16-VII 1933,	— 20 ♂♂, 19 ♀♀.
— 5-VI — 22-VI 1932,	— 20 ♂♂, 9 ♀♀.

On trouve un total de 98 ♂♂ pour 93 ♀♀; donc sur un grand nombre d'individus, il y a pratiquement égalité numérique entre les deux sexes du Chironomide.

On reconnaît extérieurement le sexe des parasites, dès leur stade nymphal (p. 66) : il suffit pour cela d'un bref examen au binoculaire, des nymphes attachées à leurs hôtes (pl. IV, fig. 25, 28). Les nymphes d'Éphémères parasitées, outre un sexe facilement déterminable (p. 166), présentent une variation très étendue de la taille (p. 154).

En 1932, 1933 et 1935, j'ai récolté dans un même torrent (la Valea Rea à Sinaïa, Roumanie), 132 *Heptagenia* porteuses de nymphes de *Symbiocladius*; d'une part, j'ai mesuré à l'aide d'un porte-objet gradué (p. 150) la taille de chaque hôte, d'autre part, j'en ai noté le sexe, ainsi que celui de son parasite. Le tableau II exprime la répartition numérique des sexes de *Symbiocladius* en rapport avec les différentes tailles d'*Heptagenia*, classées de demi-millimètre en demi-millimètre; les nymphes mâles d'*Heptagenia* étant généralement plus petites que les femelles (p. 154), les résultats sont d'abord inscrits sur deux colonnes, correspondant à chaque sexe de l'Éphémère et seulement ensuite additionnés sur une troisième.

Ces données statistiques conduisent aux conclusions suivantes : 1° le sexe de l'ectoparasite ne dépend nullement du sexe de son hôte, puisque les deux sexes du *Symbiocladius* se rencontrent en proportions à peu près égales dans chaque lot d'*Heptagenia* d'un sexe déterminé; 2° par contre, le sexe de l'ectoparasite semble lié à certaines valeurs de la taille de l'Éphémère-hôte. En effet, sur les *Heptagenia* de petite taille, soit de 4-5.5 mm., on constate une prédominance nette des Chironomides mâles; sur les *Heptagenia* de grande taille, soit au-dessus

de 7-7,5 mm., on trouve un excès de *Symbiocladius* femelles; enfin, sur les *Heptagenia* de taille moyenne, soit de 5,5-7 mm., et tout particulièrement de 6-6,5 mm., les deux sexes du parasite sont représentés en nombres pratiquement égaux (fig. v).

TABLEAU II. — Relation entre la taille nymphale des *Heptagenia* et le sexe des *Symbiocladius*.

<i>Heptagenia</i> TAILLE EN mm.	PROPORTION NUMÉRIQUE DES SEXES DE <i>Symbiocladius rhithrogenae</i> SUR :		
	59 <i>Heptagenia</i> ♂♂	73 <i>Heptagenia</i> ♀♀	132 <i>Heptagenia</i> ♂♂ et ♀♀ (total des colonnes précédentes)
4	1 ♂	1 ♂	2 ♂
4,5	2 ♂	10 ♂ : 4 ♀	2 ♂
5	6 ♂ : 1 ♀		9 ♂ : 1 ♀
5,5	6 ♂ : 3 ♀	3 ♂	12 ♂ : 7 ♀
6	6 ♂ : 3 ♀	6 ♂ : 4 ♀	18 ♂ : 17 ♀
6,5	7 ♂ : 7 ♀	11 ♂ : 10 ♀	14 ♂ : 22 ♀
7	5 ♂ : 12 ♀	9 ♂ : 10 ♀	7 ♂ : 11 ♀
7,5	1 ♂ : 7 ♀	6 ♂ : 4 ♀	2 ♂ : 4 ♀
8	1 ♀	2 ♂ : 3 ♀	2 ♀
8,5		2 ♀	2 ♂ : 8 ♀
9		1 ♀	1 ♀
	28 ♂ : 31 ♀	38 ♂ : 35 ♀	66 ♂ : 66 ♀

Comment interpréter cette relation indéniable entre la proportion des sexes du Chironomide parasite et certaines limites de la taille des nymphes-hôtes ?

1° Faut-il supposer que les *Symbiocladius* mâles réduisent la taille des *Heptagenia*, plus que ne le font les ectoparasites femelles ? Je ne le pense pas, car premièrement les larves mâles du Chironomide étant sensiblement plus petites que les larves femelles (p. 41), on ne voit pas comment elles agiraient plus énergiquement que ces dernières envers leurs hôtes ; secondement, il sera prouvé (p. 156) que le degré de réduction de la taille des Éphémères parasitées est essentiellement fonction du moment où elles furent infestées.

2° Doit-on conclure à une élimination sélective des parasites femelles¹,

1. VANDEL (1932) fait valoir cette hypothèse pour expliquer la prépondérance des mâles de divers parasites (Strepsiptères, Monstrillides, Mermithides), renfermés en grand nombre dans un même hôte. KOSTITZIN (1935) en a donné la critique mathématique.

qui, plus sensibles à une nutrition insuffisante, mourraient avant terme sur les hôtes de petite taille? Certainement non, pour les raisons suivantes : l'égalité numérique des sexes du Chironomide, telle qu'elle résulte du tableau II, exclut une mortalité liée aux seules femelles; en

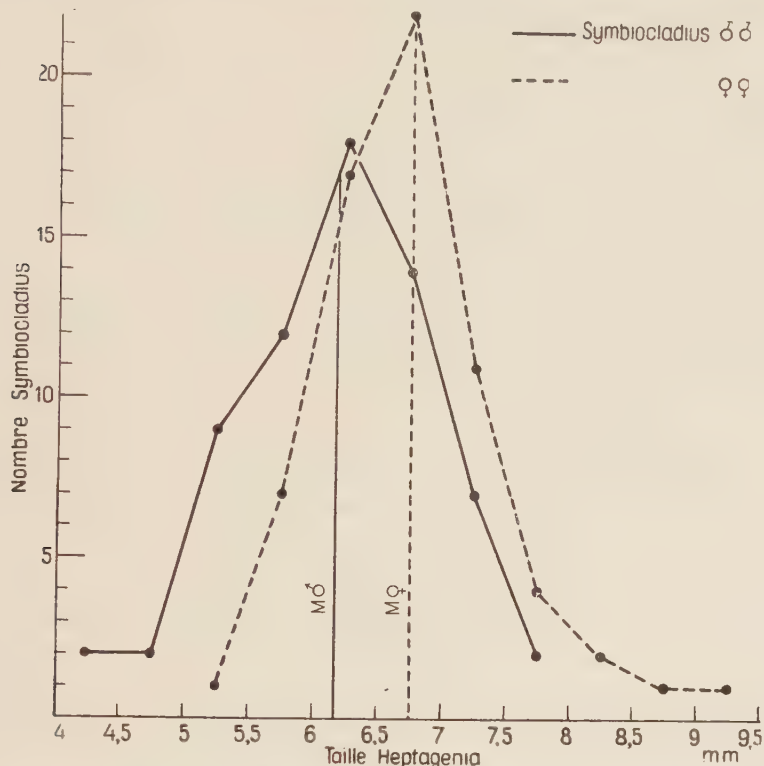


FIG. v. Répartition des deux sexes de *Symbiocladius rhithrogenae* suivant deux polygones distincts par rapport à la taille des nymphes-hôtes d'*Heptagenia lateralis* (Roumanie).

admettant que les Éphémères de taille réduite ne peuvent subvenir qu'au développement des *Symbiocladius* mâles, on ne comprend pas pourquoi ces derniers deviennent rares sur les *Heptagenia* de grande taille.

3° Peut-on concevoir à l'origine du phénomène, une attraction différentielle des larves infestantes mâles pour de petites Éphémères d'une part, et des larves femelles pour de grandes Éphémères d'autre part? Non plus, car d'après le tableau numérique et le graphique (fig. v) les maxima pour les deux sexes du *Symbiocladius* sont très rapprochés l'un de l'autre et correspondent en même temps, à la taille

moyenne, aussi la plus fréquente, des nymphes d'*Heptagenia*. Autrement dit, ce sont les hôtes de taille moyenne, qui attirent le plus de parasites, sans distinction de sexe; par rapport à la taille des hôtes, l'ensemble des contaminations obéit aux lois des probabilités. J'ajoute que les larves infestantes ne montrent aucun dimorphisme sexuel, capable de justifier une dualité de comportement.

4° Faut-il en dernier lieu, admettre que les valeurs extrêmes de la taille des Éphémères-hôtes, décideraient effectivement du sexe des Chironomides parasites? Ces données statistiques portent sur des organismes en fin de croissance; les *Heptagenia* petites ou grandes sont en réalité des nymphes parasitées respectivement tôt ou tard au cours de leur évolution. Or, le moment de la contamination n'influe pas seulement sur la taille définitive de l'hôte (p. 156), mais aussi sur l'allure du développement du parasite: longue période d'attente sur de très jeunes Éphémères, croissance rapide sur des hôtes au-dessus d'un certain âge (p. 129). Dans ces deux cas extrêmes, les conditions de nutrition de la larve parasite sont certainement différentes.

Il semblerait donc, qu'en fonction de la taille des hôtes lors de l'infestation, le développement ralenti ou accéléré des parasites, amènerait chez ceux-ci une prédominance des mâles dans le premier cas, des femelles dans le second. Cette relation est susceptible d'un contrôle expérimental. Si elle se confirme, on aurait affaire chez *Symbiocladius rhithrogenae* à une labilité de la polarité sexuelle pendant le premier stade larvaire. Ceci n'exclut pas un déterminisme interne, syngamique, qui jouerait seul dans la différenciation des sexes du Chironomide sur des Éphémères de taille moyenne, d'ailleurs les plus nombreuses. Le facteur extrinsèque, relevant d'une taille exceptionnelle de l'hôte, n'interviendrait que dans une minorité de cas, qui se compensent numériquement, puisque la contamination est soumise aux lois du hasard. C'est pourquoi le rapport numérique des sexes n'est pas altéré globalement. Comme je n'ai pas observé d'intersexués, il ne se produirait qu'un renversement total de l'alternative sexuelle.

En général, chez les Insectes, le sexe des gonades et les caractères sexuels somatiques sont déterminés irrévocablement et indépendamment l'un des autres, dès la fécondation de l'œuf; l'intersexualité même est de nature germinale (intersexualité zygotique chez *Lymantria*, intersexualité triploïde de la *Drosophile*, etc.). Toutefois, sous l'influence d'une cause phénotypique, telle une infection parasitaire, on assiste à des

modifications intersexuelles, exemple : les Hyménoptères du genre *Andrena* parasités par des *Xenos*; l'Homoptère *Thelia* hébergeant un Hyménoptère polyembryonnaire, *Aphelopus*. Par ailleurs, HOLDAWAY et SMITH (1933) trouvent chez un Coléoptère, *Tribolium confusum*, que l'inanition d'un jour des larves fraîchement écloses, détermine une surproduction de mâles et par contre, un excès de femelles, si elle se prolonge 2-3 jours.

Qui plus est, une relation entre le sexe des parasites et la taille des hôtes a déjà été mise en évidence chez des Hyménoptères. D'après CHEWYREUV (1913) et SEYRIG (1935), les œufs des Ichneumonides du genre *Pimpla*, pondus isolément dans les chrysalides de différents papillons donnent un excès de mâles ou de femelles, suivant que leur développement s'est poursuivi dans des hôtes de petites ou de grandes dimensions. HOLDAWAY et SMITH (1932), rapportent des faits du même ordre concernant un Braconide, *Alysia manducator*, parasite solitaire des pupariums de *Lucilia sericata* et d'autres Muscides. Enfin, BRUNSON (1938) trouve chez l'ectoparasite *Tiphia popillivora* Roh., une forte prédominance de mâles ou un rapport numérique presque normal avec un faible excès de femelles, suivant que les œufs sont respectivement pondus sur de petites larves au 2^e stade ou sur de grandes larves au 3^e stade du Coléoptère *Popillia japonica* Newm. Mais puisque les proportions numériques des sexes ne changent pas, quand les œufs déposés sur des hôtes au 2^e stade larvaire sont expérimentalement transférés sur des larves au 3^e stade, et inversement, l'auteur attribue à la femelle pondeuse la faculté de déterminer le sexe de l'œuf, en réponse à un *stimulus* dû à la taille de l'hôte qui lui est offert. VANDEL (1935) fait remarquer que d'ailleurs chez maints Hyménoptères libres, le sexe est en rapport avec la taille de la cellule où l'individu se développe. Les relations observées n'ont reçu aucune explication satisfaisante, dont on conçoit la complexité, si l'on tient compte du rôle capital de la femelle pondeuse et des phénomènes de parthénogenèse arrhénotoque, dans la détermination du sexe chez les Hyménoptères (VANDEL 1931, pp. 37-46). Aussi, est-il intéressant de voir surgir le même problème dans le cas de *Symbiocladius rhithrogenae*, Diptère ectoparasite, qui offre des conditions plus simples : point de parthénogenèse; contamination par des larves actives, indépendamment de la mère.

CHAPITRE II

CYCLE ÉVOLUTIF DE L'ECTOPARASITE

§ 1. — Ponte et œuf

Tous mes essais en vue d'obtenir la ponte fécondée de *Symbiocladius rhithrogenae* sont demeurés infructueux : 1° en captivité, les imagos ne s'accouplent pas; 2° au bord des torrents, aux époques des éclosions



FIG. VI. *Symbiocladius [rhithrogenae]*, ponte expulsée par une ♀ non fécondée (*Heptagenia*, Roumanie); *in vivo* ($\times 16$).

imaginales, je n'ai jamais pu surprendre l'acte de la copulation et de la ponte; 3° dans le torrent même, aux endroits où des Éphémères fraîchement infestées étaient abondantes, j'ai souvent prélevé diverses pontes de Chironomides, dont aucune ne m'a donné les larvules si caractéristiques de *Symbiocladius*.

Cependant, plusieurs fois, de septembre à novembre, à Sinaïa, des femelles vierges, écloses tantôt sur *Heptagenia*, tantôt sur *Rhithrogena*, ont spontanément déposé leur ponte à la surface de l'eau de mes cristallisoirs (CODREANU 1927 a). Ces pontes peuvent flotter ou bien tomber sur le fond; dans le premier cas, la mouche y reste souvent collée. J'ai représenté (fig. VI) une ponte non fécondée, expulsée le 18-IX-1933 au soir, par une femelle de *Symbiocladius* venant d'éclore. La ponte, hyaline, incolore, en forme de boudin, mesure 1,8 mm. de largeur sur 8,2 mm. de longueur; elle est donc 3,5 fois plus grande que l'abdomen d'une pondreuse de taille moyenne. A l'intérieur de l'épaisse enveloppe glaireuse.

les œufs disposés en une rangée double, décrivent un solénoïde assez régulier, formé de douze anses. La chaîne d'œufs occupe la lumière d'un canal hélicoïdal, creusé dans la masse gélatineuse interstitielle, dont la paroi interne est condensée de telle sorte, qu'en coupe optique, les anses ovigères semblent encadrées de chaque côté par une mince bandelette réfringente. Dans cette ponte, adhérant fortement au substratum par toute son étendue, j'ai compté après dissociation, 765 œufs. Sans fécondation, ceux-ci ne se développent pas.

A un plus fort grossissement, l'œuf de *Symbiocladius* est naviculaire, ayant la forme d'un rhomboïde allongé, plan sur une face, convexe sur l'autre; ainsi son aspect change selon qu'il est vu de face ou de côté (fig. VII, A-B). Les dimensions des œufs varient de 240 à 250 μ . de long sur 90 à 97 μ . de large. Le pôle antérieur, légèrement plus obtus que l'opposé, porte un petit épaississement discoïdal, correspondant pro-

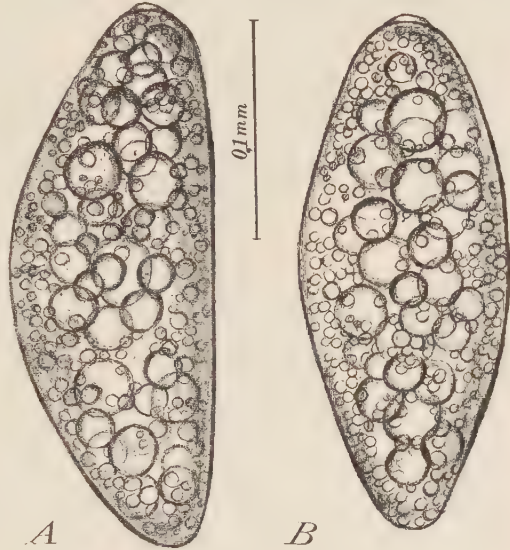


FIG. VII. *Symbiocladius rhithrogenae*, œufs d'une ponte non fécondée; A, côté; B, face; *in vivo* ($\times 290$).

bablement au micropyle. Le chorion lisse et transparent, entoure un contenu riche en boules vitellines, petites et peu marquées vers la périphérie, grosses et très réfringentes dans la partie centrale de l'œuf.

Au cours de l'ovogenèse, l'œuf résulte de la maturation d'un follicule ovarien, lequel renferme, sous l'épithélium folliculaire qui sécrète le chorion, toujours deux éléments : un oocyte antérieur, fournissant le pronucléus femelle et une cellule vitellogène postérieure, où s'élaborent les réserves vitellines (pl. IV, fig. 29, 30). Dans chaque follicule, ces deux éléments subsistent séparément jusqu'à la période nymphale; on les trouve fusionnés chez l'adulte.

L'aspect de la ponte et de l'œuf de *Symbiocladius* rappelle ceux décrits chez d'autres Orthocladias, tels *Psectrocladius dilatatus* (MIALl et HAMMOND 1900, fig. 9) et surtout *Orthocladius ictericus*; pour ce dernier.

je renvoie à l'importante étude de MUNSTERHJELM (1920 p. 138, pl. III, fig. 23-25) sur les pontes des Chironomides.

Chez *Symbiocladius*, le nombre d'œufs pondus (765), apparaît considérable par rapport à la taille de la femelle pondreuse (3,6 mm.). En effet, malgré une taille légèrement supérieure (4,5-5,2 mm.), l'imago de *P. dilatatus* pond seulement 250 œufs environ (MIALL et HAMMOND 1900, p. 18); on doit s'adresser à *Chironomus dorsalis*, nettement plus grand (5,7-7,5 mm.), pour trouver un nombre d'œufs comparable, soit 850 en moyenne (*ibid.*, p. 154). Il reste à vérifier sur des chiffres suffisants, si à l'exemple de maints parasites, *Symbiocladius* est doué d'hyperfécondité, en comparaison avec d'autres Orthocladias à larves libres. C'est l'hyperfécondité qui expliquerait alors le facies particulièrement volumineux de la femelle de *Symbiocladius*, conditionnant un dimorphisme sexuel plus accusé qu'il n'est ordinairement chez les Chironomides.

§ 2. — Développement larvaire

Durant toute son évolution (pl. II, fig. 8-11; pl. I, fig. 5-6), la larve de *Symbiocladius rhithrogenae*, avec son corps vermiforme, presque cylindrique, plus ou moins arqué, conserve les traits fondamentaux du type larvaire des Chironomides. Sa tête, pourvue d'une paire d'yeux et d'antennes, d'un appareil buccal complet, est suivie de treize segments, dont trois thoraciques et dix abdominaux, homologues des parties du même nom chez la nymphe et l'imago. Le premier segment thoracique porte ventralement une paire de fausses pattes antérieures; les quatre derniers segments abdominaux s'atténuent progressivement, le dixième étant réduit à une paire d'appendices ambulatoires postérieurs, surmontés dorsalement de quatre papilles anales et de deux faisceaux préanaux de soies.

I. — CROISSANCE LINÉAIRE MOYENNE

Au cours de son développement larvaire, *Symbiocladius rhithrogenae* passe successivement par quatre stades, dont chacun est séparé du suivant par une mue. En tout, la larve mue quatre fois, la dernière mue aboutissant à la nymphe (CODREANU 1927 a, 1934).

Pour étudier la croissance linéaire larvaire de *Symbiocladius*, j'ai utilisé 83 larves, rigoureusement fixées, soit au début, soit à la fin de chaque stade et prélevées uniquement sur des *Heptagenia*. Les larves venant de muer se reconnaissent à leur tête blanchâtre, incomplètement chitinisée; la fin de chaque stade est marquée par le déplacement des

yeux larvaires au delà du bord postérieur de la tête (p. 95). Ces exemplaires étaient conservés dans l'alcool à 75°, qui leur assure une extension maximum. Les dimensions réelles furent calculées à l'aide d'un curvimètre, sur des croquis à la chambre claire de leur corps, recourbé dans le plan sagittal.

Il convient d'examiner la croissance de la tête, séparément de celle du corps entier. Voici, dans le tableau III, les moyennes arithmétiques des deux principales dimensions de la tête larvaire, au cours du développement.

TABLEAU III. — Croissance de la tête au cours du développement larvaire de *Symbiocladius rhithrogenae* sur *Heptagenia lateralis*.

STADES LARVAIRES <i>Symbiocladius</i>	I		II		III		IV	
	DÉBUT	FIN	DÉBUT	FIN	DÉBUT	FIN	DÉBUT	FIN
Diamètre antéro-postérieur de la tête en μ	74	80	94	92	127	117	169	178
Hauteur de la tête en μ	39	43	98	99	164	163	229	228

Comme on le voit, la capsule céphalique ne subit aucun accroissement, du début à la fin d'un même stade. Ses dimensions augmentent seulement lors du passage d'un stade à l'autre, à la suite de chaque mue. La tête larvaire s'accroît plus en hauteur, que suivant son diamètre antéro-postérieur. En faisant le rapport entre ces valeurs aux stades II-IV et celles des stades qui les précèdent (I-III), on a les quotients 1,2; 1,3; 1,4 pour le diamètre antéro-postérieur de la tête, alors que son taux de croissance en hauteur se chiffre respectivement à 2,4; 1,6; 1,4.

Le tableau numérique IV donne la croissance en longueur, tête comprise, de la larve de *Symbiocladius*, peu après son éclosion et jusqu'à la

TABLEAU IV. — Croissance linéaire totale de la larve de *Symbiocladius rhithrogenae* sur *Heptagenia lateralis*.

LONGUEUR TOTALE EN mm.	STADES LARVAIRES <i>Symbiocladius</i>								
	I		II		III		IV		
	DÉBUT	FIN	DÉBUT	FIN	DÉBUT	FIN	DÉBUT	FIN ♂ ♂	FIN ♀ ♀
Minimum.	0,42	0,95	1,02	1,30	1,47	1,90	2,16	4,60	5,41
Maximum.	0,56	1,24	1,32	1,78	1,83	2,37	2,78	5,20	6,41
Moyenne.	0,51	1,12	1,22	1,52	1,67	2,13	2,42	5,02	5,82

nymphose; les moyennes arithmétiques y sont précédées par les dimensions individuelles minimum et maximum trouvées au début et à la fin de chaque stade.

Contrairement à la tête, le corps larvaire s'accroît principalement entre deux mues consécutives, tandis que son accroissement du fait même de la mue est relativement faible; en outre, à la fin de leur développement les larves femelles atteignent une taille sensiblement supérieure à celle des mâles. L'augmentation de la longueur totale du commencement à la fin de chacun des quatre stades larvaires est exprimée par les quotients suivants : 2,2; 1,2; 1,3; 2 ($\sigma\sigma$); 2,4 ($\varphi\varphi$); cependant que le taux de croissance noté entre l'entrée et la sortie de chaque mue est, dans le même ordre, 1,09; 1,1; 1,13.

A titre comparatif, voici les chiffres de la croissance linéaire totale durant le IV^e stade de 42 larves de *Symbiocladius* des deux sexes, parasites sur *Rhithrogena*, en Roumanie et en France (tabl. V).

TABLEAU V. — Croissance linéaire pendant le IV^e stade larvaire de *Symbiocladius rhithrogenae* sur *Rhithrogena semicolorata*, en Roumanie et en France.

LONGUEUR TOTALE EN mm.	<i>Symbiocladius</i> IV ^e STADE LARVAIRE					
	DÉBUT		FIN, $\sigma\sigma$		FIN, $\varphi\varphi$	
	ROUMANIE	FRANCE	ROUMANIE	FRANCE	ROUMANIE	FRANCE
Minimum.....	2	2,16	4,54	5	5,12	5
Maximum.....	2,78	2,60	5,20	5,50	6,25	6,25
Moyenne.....	2,32	2,42	4,90	5,16	5,64	5,73

En somme, la tête larvaire, à paroi chitineuse épaisse et rigide, présente une croissance nettement discontinue, subordonnée au processus de la mue; par contre, le reste du corps, couvert d'un tégument mince et extensible, est capable d'accroissement continu, sans relation apparente avec la mue. Selon TEISSIER (1931, p. 46), ces conditions sont propres à la croissance de toutes les larves d'Insectes à corps mou (*Galleria*, Ver à soie, *Drosophile*, *Corethra*, Dytique, etc.). Chez *Symbiocladius*, vu la constance des dimensions de la tête dans l'intervalle de deux mues, ainsi que son accroissement appréciable d'un stade larvaire au suivant, la simple mensuration de la capsule céphalique peut suffire en pratique à identifier et à séparer les divers stades du développement larvaire.

En faisant, d'après le tableau IV, la moyenne arithmétique des

longueurs caractéristiques des stades larvaires successifs, on obtient :

Stades.....	I	II	III	IV (♂♂)	IV (♀♀)
Longueur moyenne	0,82	1,37	1,90	3,72	4,12

La longueur moyenne rapportée à celle du stade précédent, donne les quotients suivants : 1,67 ; 1,39 ; 2 (♂♂) ; 2,2 (♀♀). La croissance linéaire larvaire de *Symbiocladius* ne s'accomplit donc pas conformément à une progression géométrique de raison constante. En cela, elle n'obéit à aucune des règles empiriques, dont les coefficients les plus fréquents sont 1.26 ; 1,59 ou 2, que DYAR, PRZIBRAM et ses élèves, FISCHER ont formulées pour la croissance des Insectes (TEISSIER 1931, p. 77).

On remarque, qu'au terme de son évolution, la larve parasite décuple sa longueur initiale et la dépasse même, dans le sexe femelle. Elle réalise un taux d'accroissement plus ou moins supérieur à 2 sans muer pendant le I^{er} et le IV^e stade, et d'autre part, au cours des stades II et III réunis. Le seul renseignement bibliographique sur la croissance des Chironomides libres est celui de PAUSE (1919, p. 365) qui trouve que la larve de *Chironomus gregarius* fait environ doubler sa taille, dans l'intervalle de chacun de ses quatre stades. Plus loin (p. 128), j'étudie l'évolution larvaire de *Symbiocladius* en fonction du temps et du développement de l'hôte.

II. — LE POLYMORPHISME LARVAIRE

a) *Les faits.* — Dans le développement larvaire de *Symbiocladius*, chaque mue n'a pas uniquement pour effet un simple accroissement de taille ; elle s'accompagne en outre de changements morphologiques, intéressant en premier lieu la tête et les appendices ambulatoires. Ainsi, chacun des quatre stades larvaires se trouve défini par une morphologie externe qui lui est propre. C'est pour exprimer cette diversité morphologique des stades au cours du développement, que j'ai employé le terme de « polymorphisme larvaire »¹ (CODREANU 1925, 1927 a).

Considérons la larve de *Symbiocladius* au premier stade (pl. II, fig. 8). La capsule céphalique, teintée en brun sombre, a une forme très allongée, son diamètre antéro-postérieur étant à peu près le double de sa hauteur. Les antennes diaphanes sont relativement longues et leurs cinq articles s'atténuent graduellement en direction apicale. Chaque mandibule, fortement chitinisée, possède une large base, se continuant par une

1. Emprunté à PANTEL (1898, p. 40) qui l'applique pour indiquer l'existence de trois formes larvaires successives chez les Diptères Cyclorhaphes.

sorte de croc recourbé, excessivement développé. Le labium forme ventralement une pièce médiane triangulaire, dont le sommet pointu est découpé en deux dents contiguës. Les extrémités locomotrices sont sveltes; les pseudopodes antérieurs présentent de nombreux et longs crochets denticulés; les fausses pattes postérieures portent une couronne de crochets en U, entourant d'autres crochets en ligne brisée. Les papilles anales figurent quatre ampoules oblongues et simples. Le bord caudal de l'avant-dernier tergite abdominal a deux tubercules sétigères, munis chacun de six longues et fortes soies. Plusieurs soies fines s'observent sur la tête, sur le premier et le dernier segments du corps; en outre, il s'en trouve une paire du côté latéro-ventral de tous les segments intermédiaires.

Au deuxième stade (pl. II, fig. 9), la larve de *Symbiocladius* offre une tête globuleuse, dont le diamètre antéro-postérieur est presque égal à la hauteur. Sur le fond jaune ambré de la capsule cranienne, tranchent en avant le brun foncé de l'appareil buccal, en arrière la bordure latérale de l'énorme ouverture occipitale. Les antennes, courtes, ont deux larges articles proximaux, suivis de trois autres très réduits. Chaque mandibule est armée d'une seule dent, plus petite et moins courbe qu'au stade précédent. En vue ventrale, le labium, assez haut, affecte une forme trapézoïdale étroite, ayant ses deux dents espacées. Les appendices locomoteurs sont trapus; les crochets des pseudopodes antérieurs, courts; les fausses pattes postérieures ne portent qu'une simple couronne de crochets recourbés. Chacune des quatre papilles anales prend la forme d'un mamelon bifide. A la place des tubercules sétigères, on trouve deux menus bouquets de soies. Les poils sensoriels de la tête conservent la même disposition, mais ils sont devenus très courts.

On découvre de nouvelles modifications chez la larve de *Symbiocladius* au III^e stade (pl. II, fig. 10). La tête a un aspect plus ramassé, dépassant en hauteur de 1,3 son diamètre antéro-postérieur. Le corps de chaque mandibule se prolonge par une dent principale, à la base de laquelle deux épines s'insèrent sur le bord mandibulaire inférieur. Le labium subit un élargissement considérable; ses deux dents apicales s'écartent davantage; à partir d'elles une crête chitineuse descend obliquement à droite et à gauche; du côté interne, chaque crête est doublée d'une rangée de quatre dents aiguës. Des différences secondaires dans les autres structures énumérées précédemment, achèvent de caractériser cette troisième forme larvaire.

Voici la larve de *Symbiocladius* au début de son IV^e et dernier stade

(pl. II, fig. 11). La conformation des mandibules et du labium suffirait pratiquement à la distinguer des autres formes larvaires; toutefois, je vais noter l'ensemble de ses caractères morphologiques. La tête, d'une hauteur de 1,3 supérieure au diamètre antéro-postérieur, reproduit à une plus grande échelle, la forme céphalique du stade précédent. L'ouverture occipitale, béante au maximum, est bordée d'un liséré brun-noir, interrompu au milieu de la région dorsale et ventrale de la tête. Ce liséré dessine vers le bas de chaque côté, une sorte de boutonnière incomplète. L'exuvie cranienne montre la région clypéale découpée comme une languette, en direction antérieure, jusqu'au voisinage des antennes. Il existe une paire de taches oculaires doubles, dont la position varie suivant l'âge de la larve au cours du même stade (p. 95). *Grosso modo*, chaque œil larvaire comprend deux amas de granulations pigmentaires noires, l'amas postérieur étant beaucoup plus grand que l'antérieur. Les yeux passent à travers tous les stades larvaires, sans subir un accroissement appréciable.

L'aire buccale, quadrangulaire, est encadrée latéralement d'épaississements chitineux brun foncé de la paroi céphalique; son emplacement est très réduit par rapport au reste de la tête. A première vue, ce sont les mandibules et le labium qui frappent, en raison de leur forte chitinisation; les autres appendices, transparents, s'observent assez difficilement. Les antennes émergent à peine au-dessus de la capsule cranienne; chacune d'elles se compose d'un gros article basilaire et de quatre autres de taille décroissante; un appendice digitiforme, implanté au sommet du 1^{er} article, atteint l'extrémité du 3^e. Le labre membraneux est dépourvu de prémandibules. Chaque mandibule, triangulaire allongée, possède une forte dent apicale derrière laquelle se rangent quatre dents spinuleuses. Les maxilles, situées latéralement, entre les mandibules et le labium, présentent un palpe annulaire. Le bord antérieur, largement tronqué, du labium porte deux dents bien distantes, s'appuyant de chaque côté sur une crête chitineuse oblique. Vers la cavité buccale, chaque crête labiale est doublée d'une rangée de cinq dents pointues. L'hypopharynx montre une paire de cornes supérieures plus longues que les inférieures. Les poils sensoriels de la tête sont très courts et souvent doubles.

Les fausses pattes antérieures forment deux moignons, à bases coalescentes. Leur bord frontal rétractile, faiblement échancré, est couvert de crochets barbelés, qui se réduisent à mesure qu'ils descendent sur les côtés. Les pseudopodes postérieurs, courts et gros, se terminent par une

couronne mobile de crochets incurvés, dégradés dans le secteur ventral interne. Les quatre papilles anales, rudimentaires, ont l'extrémité libre irrégulièrement divisée. Le bord postérieur de l'avant-dernier tergite abdominal, possède deux pinceaux de courtes soies, vestiges des tubercules sétigères.

En définitive, chez *Symbiocladius rhithrogenae*, le polymorphisme larvaire comprend la succession de quatre stades évolutifs, représentés par autant de formes larvaires différentes. D'une forme à l'autre, les dissemblances ne sont pas du même degré : la larve au stade I appartient à un type profondément distinct de celui ralliant les trois formes larvaires ultérieures. La larve au stade II ne réalise pas moins un état morphologique nettement caractérisé ; c'est seulement entre les stades III et IV, que les différences diminuent en nombre et en importance.

b) *Discussion : développement larvaire des Chironomides libres.* — Les auteurs n'ont pas suivi l'évolution larvaire de *Symbiocladius*. CLAASSEN et ZAVREL se sont bornés à étudier la larve au IV^e stade. Seul DORIER a noté de sérieuses différences entre les larves mesurant 1,2 et 2 mm., qui correspondent vraisemblablement aux stades II et III. Mais en décrivant le II^e stade larvaire, il lui attribue certains caractères du stade I, quant aux mandibules, tubercules sétigères, etc.

Quelle est l'allure du développement larvaire chez les Chironomides libres ? D'après MIALl et HAMMOND (1900, p. 10, 176), les larves fraîchement écloses, longues de 0,5 mm., de *Chironomus dorsalis* se distinguent des larves âgées, grâce aux caractères suivants : sang incolore ; absence des branchies tubulaires ventrales ; tête relativement grande, renfermant encore le cerveau ; chaîne ganglionnaire ventrale de proportions massives. Lors d'une première mue, ces particularités anatomiques, que les auteurs désignent comme primitives, s'effacent et la larve acquiert son organisation définitive.

ZAVREL (1926 b, p. 24), étudie les larves au premier stade, dans quatre genres différents de Chironomides. La larve de *Zavreliella* venant d'éclore, de 0,42 mm. de taille, joint aux caractères énumérés ci-dessus, de grands yeux, complètement différenciés et des glandes salivaires non lobées. Elle présente les différences suivantes par rapport à la larve adulte : antennes composées de six articles, au lieu de cinq ; labrum définitivement constitué, moins les plaques basi- et mésolabiales ; mandibules à quatre dents latérales libres, dont une s'unira plus tard à la base mandibulaire ; labium typique, mais avec des dents encore égales ; présence de longues soies pleurales sur les segments abdominaux ; état plus simple des branchies anales et des papilles qui les accompagnent. Douze à quatorze jours après son éclosion, la larve longue de 1,25 mm., réalise d'emblée, à la suite d'une mue, sa morphologie définitive. Les larves au premier stade de *Tanytarsus boiemicus*, de *Lauterborniella* et d'un *Chironomus* de la section *thumi* offrent un développement larvaire comparable.

DORIER (1934) analyse, figures à l'appui, les caractères morphologiques externes de la « larvule » d'un Orthocladaire, *Psectrocladius obvius*, mesurant 0,64 mm. à l'éclosion de l'œuf. Il constate, en comparaison avec les larves âgées, des différences concernant les mandibules et surtout les antennes et le labium.

Mais, c'est PAUSE (1919, p. 357) le premier, qui dans un élevage en masse de *Chironomus gregarius*, en a pu suivre mue par mue, le développement larvaire complet. Dès sa première mue, la larve acquiert sa morphologie typique, les différences entre les stades II-IV ne portant que sur l'accroissement et les constriction des branchies tubuleuses ventrales, sur la différenciation du système trachéen et l'établissement de la pigmentation rouge du sang. SADLER (1935) fait des observations semblables sur les quatre stades larvaires de *Chironomus tentans* Fabr., en Amérique du Nord. D'autre part, chez *Forcipomyia picea* appartenant à la famille proche parente de Cératopogonides, SAUNDERS (1924, p. 191) ne relève que de faibles modifications de phanérotaxie au cours des quatre stades larvaires.

Il résulte des données précédentes que chez les Chironomides libres, la larve au I^{er} stade est opposable, de par ses caractères anatomiques internes et morphologiques externes à une seconde forme larvaire, qui s'accroît sans plus se modifier pendant les stades évolutifs ultérieurs. Le passage d'une forme à la suivante s'opère à la faveur de la première mue larvaire. Alors que la morphologie du stade I, est commune à des représentants éloignés parmi les Chironomides, les caractères de la larve définitive sont strictement spécifiques.

Tout en dérivant des mêmes conditions, le polymorphisme larvaire de *Symbiocladius rhithrogenae* apparaît notablement plus complexe. D'une part, la larve au I^{er} stade est encore plus profondément séparée des formes larvaires ultérieures; d'autre part, les mues suivantes déterminent de nouvelles modifications morphologiques. Du I^{er} au dernier stade, la morphologie larvaire est entièrement différente de celle des Chironomides libres systématiquement les plus proches. C'est là une conséquence indéniable de la vie parasitaire, qui tend toujours à compliquer le cycle évolutif des espèces devenues parasites, même si elle leur inflige une régression morphologique plus ou moins accusée.

§ 3. — Organisation interne de la larve parasite

A l'exception des parties fortement chitinisées, limitées à la capsule céphalique et aux crochets des fausses pattes, qui sont d'un brun plus ou moins foncé, le tégument de *Symbiocladius* reste mince, incolore et transparent d'un bout à l'autre de la vie larvaire. Les organes, visibles par transparence, ne sont pour la plupart pas colorés; seul l'intestin

moyen a une pâle teinte jaune-verdâtre, peu différente de celle du plasma sanguin. La coloration du corps larvaire dépend surtout de l'évolution histo-physiologique du tissu adipeux (p. 52), lequel est intensivement réfringent pendant le I^{er} stade (pl. II, fig. 8). Dès le stade II, les formations adipeuses se chargent de granulations brun-rouille, dont la quantité augmente jusqu'au début du IV^e stade (pl. II, fig. 11). Durant ce dernier, la métamorphose du tissu adipeux, l'épanouissement du système trachéen et le développement des disques imaginaires, tendent à opacifier le corps, tout en affaiblissant la pigmentation rouille. Chez la larve en fin de croissance, la coloration générale jaunâtre tire sur le rose dans le thorax et tourne au violet dans l'abdomen avec des tonalités plus intenses dans le sexe mâle, que chez la femelle (pl. I, fig. 5-6).

L'aperçu sommaire que je donne de l'organisation interne larvaire, est basé sur l'étude *in vivo* du stade II (pl. II, fig. 9). Celui-ci a une anatomie tout à fait typique, particulièrement favorable à l'observation, vu la faible extension du tissu adipeux et des trachées. Ce schéma est complété par des données histologiques, ainsi que par l'examen vital des autres stades larvaires.

I. — SYSTÈME NERVEUX

Il comprend : le cerveau bilobé, un ganglion sous-œsophagien et une chaîne ganglionnaire ventrale, formée de trois ganglions thoraciques et de sept abdominaux. Les deux ganglions cérébroïdes sont atténués et réunis entre eux en avant, tandis que leurs parties postérieures sont renflées et divergentes. Ils reposent sur le ganglion sous-œsophagien, auquel ils sont reliés par une paire de larges *crura cerebri* latéro-antérieures. L'ensemble du cerveau et de la masse sous-œsophagienne, est toujours logé dans le prothorax. Les ganglions thoraciques sont plus volumineux et plus serrés que les ganglions abdominaux, dont on aperçoit bien les connectifs. Le ganglion prothoracique est refoulé par le cerveau à la limite du pro- et du mésothorax ; les ganglions méso- et métathoraciques sont situés dans les segments correspondants ; les premiers six ganglions abdominaux sont normalement placés ; quant au septième, plus dilaté, il chevauche la fin du 6^e et le début du 7^e segment. Les connectifs sont doubles et dorsaux par rapport aux ganglions, à l'intérieur desquels ils se prolongent par deux cordons fibrillaires distincts, laissant du côté ventral l'amas de cellules nerveuses propres à chaque ganglion.

II. — TUBE DIGESTIF

L'intestin antérieur est représenté par un long œsophage, qui part des cornes supérieures de l'hypopharynx, quitte la tête, s'engage entre les ganglions cérébroïdes et au-dessus de la masse sous-œsophagienne, longe la face dorsale des ganglions thoraciques, pour aboutir à la valvule œsophagienne, située dans le métathorax. Plusieurs muscles attachent l'œsophage à la voûte céphalique dorsale; la portion distale de l'œsophage est la plus développée; la lumière œsophagienne apparaît comme une fente sinueuse, irrégulière. La paroi de l'œsophage montre de l'extérieur vers l'intérieur, les trois couches concentriques suivantes : une tunique musculaire, principalement formée de fibres circulaires; un épithélium basophile aplati; une intima chitineuse assez forte et plissée.

L'intestin moyen se compose de trois compartiments, qui sont d'avant en arrière : le proventricule, renfermant la valvule œsophagienne, la chambre stomacale et le mésentéron proprement dit.

La valvule œsophagienne est un prolongement d'origine stomodéale à l'intérieur du proventricule et un peu au delà de celui-ci, jusqu'au début de la cavité stomacale. Cette valvule tubulaire, à double paroi, se raccorde du côté rostral à l'œsophage, cependant qu'elle présente en direction caudale, un bord libre, évasé. Entre les deux feuillets, qui continuent la structure de l'œsophage, se trouvent des éléments fibrillaires obliques. L'intima chitineuse est épaisse et très plissée le long du feuillet interne ou direct; elle produit une couronne de filaments touffus sur le bord libre du repli valvulaire; enfin, elle devient à peine visible à la surface du feuillet externe ou réfléchi.

Le proventricule, logé dans le métathorax, a la forme d'un bulbe. A son niveau, l'épithélium mésodéal basophile est cubique et pourvu d'une bordure en brosse continue. La limite entre le proventricule et la chambre stomacale, est marquée par un col, qui possède des cellules épithéliales amincies ainsi que de nombreuses fibres musculaires circulaires, assurant la fermeture de l'espace périvalvulaire.

Ce que j'appelle chambre stomacale me paraît une différenciation particulière à l'intestin larvaire de *Symbiocladius*. Située dans le premier segment abdominal, elle forme une poche plus ou moins ramassée, nettement plus grande que le proventricule et séparée par un étranglement du reste de l'intestin moyen. Tout en ayant une structure analogue à ce

dernier, la chambre stomacale semble constituer avec le proventricule et la valvule œsophagienne une même unité fonctionnelle.

Le mésentéron proprement dit est le compartiment le plus vaste du tractus digestif. Il s'étend du 2^e au 5^e segment abdominal, sous la forme d'un fourreau, conservant le même calibre sur toute sa longueur. La contractilité de ses parois, détermine une multitude de plissements mamelonnés à sa surface tournée vers l'hémocoèle. Entre ces lobulations, il existe un réseau de fibres musculaires, plus nombreuses dans le sens transversal que longitudinalement. L'épithélium mésodéal comprend de hautes cellules basophiles, inégales et claviformes. Le pôle apical convexe de chaque cellule épithéliale, porte une bordure en brosse, dissociée en longs filaments flexueux.

La membrane péritrophique n'est guère décelable chez les jeunes larves. C'est seulement durant le IV^e stade larvaire, que j'ai pu discerner dans le mésentéron un tube membraneux, excessivement fin, strié longitudinalement, entourant le contenu intestinal. Cette péritrophique perd sa consistance à mesure que l'on remonte la chambre stomacale, où elle semble s'organiser aux dépens d'une sécrétion éosinophile du col épithélial qui épouse l'extrémité libre de la valvule œsophagienne. Je ne saurais dire si la péritrophique de *Symbiocladius* descend des culs-de-sac mêmes de la cavité périvalvulaire du proventricule, conformément aux conclusions d'AUBERTOT (1934, pp. 185, 187) pour les Chironomides libres.

Le passage du mésentéron à l'intestin postérieur se reconnaît extérieurement à l'insertion des tubes de Malpighi. A cet endroit, un puissant sphincter pylorique rétrécit brusquement le diamètre intestinal, et la communication s'effectue à travers une valvule conique faisant saillie dans le proctodaeum.

L'intestin postérieur se compose de trois segments successifs, à savoir : l'iléon, le côlon et le rectum. L'iléon est un conduit contractile, à parois minces, la plupart du temps affaissées ; il parcourt l'abdomen du 5^e au 7^e segment. Le côlon forme une large poche, logée dans le 7^e et 8^e segments abdominaux ; c'est subapicalement, du côté ventral, qu'il reçoit l'extrémité postérieure de l'iléon. La paroi ferme du côlon consiste en une couche musculaire transversale externe, doublée intérieurement d'un épithélium acidophile épais, avec un étroit plateau strié. Le rectum, dont le début est marqué par une constriction, suit un court trajet dans le 9^e segment abdominal jusqu'à l'anus, que circonscrivent les quatre papilles externes, placées dorsalement à la base des fausses pattes. La

paroi rectale montre la structure suivante : gaine musculaire circulaire, assez forte vers l'extérieur; assise de petites et minces cellules épithéliales basophiles, vers l'intérieur. On ne voit pas sur coupes, l'intima chitineuse du proctodaeum; on la trouve néanmoins dans l'extrémité postérieure des exuvies larvaires toutes fraîches.

III. — TUBES DE MALPIGHI

Ce sont des formations proctodéales tubulaires au nombre de quatre : deux dorsales et deux ventrales, qui peu après leur insertion à la paroi intestinale dans le 5^e segment abdominal, décrivent chacune une petite anse vers l'avant et s'achèment ensuite en direction postérieure. Les tubes de Malpighi d'un même côté, droit ou gauche, après avoir longé l'ébauche gonadique respective, se rapprochent entre eux, leurs bouts libres atteignant la limite du 7^e et 8^e segments abdominaux. Ils sont parcourus longitudinalement d'une lumière étroite et sinueuse, bordée par un épithélium éosinophile, à grandes cellules aplaties, garnies d'un plateau strié continu. *In vivo*, les cytoplasmes renferment des granulations réfringentes, alors que dans le canal malpighien il peut y avoir des concrétions rouge carmin.

IV. — GLANDES SALIVAIRES

Il existe une paire de glandes salivaires vésiculaires dont le volume est tel, qu'au lieu d'être parallèles, elles se placent l'une derrière l'autre. Le plus souvent, c'est la glande salivaire gauche qui est antérieure, se trouvant dans le mésothorax; la glande droite est alors refoulée moitié dans le métathorax, moitié dans le 1^{er} segment abdominal. Mais parfois, on observe un *situs inversus* : glande droite en avant, glande gauche en arrière. Corrélativement, le proventricule et la chambre stomacale occupent toujours le côté correspondant à la glande salivaire antérieure. En même temps, le canal efférent de la glande postérieure, qu'elle soit droite ou gauche, est invariablement plus long que celui de la glande salivaire antérieure. Les deux conduits excréteurs s'échappent du secteur antéroventral de la paroi glandulaire et se dirigent vers la tête. Le canal postérieur court tout seul près de l'œsophage et au-dessous de la glande antérieure, jusqu'à ce qu'il rencontre son homologue pair; ensuite les deux canaux descendent de chaque côté de la chaîne nerveuse, ventralement

par rapport au ganglion sous-œsophagien, et pénètrent dans la capsule céphalique, où ils débouchent sur les cornes inférieures de l'hypopharynx.

La paroi simple, non lobée des glandes salivaires est formée d'une seule assise de grosses cellules sécrétrices basophiles, très aplaties; elle se réduit ventralement à un feuillet excessivement mince. La cavité arrondie de chacune des deux glandes est en permanence remplie d'une masse de sécrétion éosinophile, orangeâtre par métachromasie, que l'on peut suivre à l'intérieur des canaux excréteurs. Ces derniers, évasés à leur point de départ, sont deux tubes étroits dont la fine paroi épithéliale basophile est doublée tout le long par une intima chitineuse. Chez la larve de *Symbiocladius*, les noyaux de l'épithélium salivaire, mésodéal, malpighien et rectal offrent, à côté d'un nucléole pariétal, la chromatine disposée en un spirème pelotonné, transversalement strié et souvent double.

V. — VAISSEAU DORSAL

C'est un long conduit, qui débute en cul-de-sac dans la moitié antérieure du 8^e segment abdominal et décrit sous la paroi dorsale du corps, un trajet médio-sagittal aboutissant au prothorax, entre les ganglions cérébroïdes. Ce tube cardiaque membraneux et transparent, à disposition segmentaire, est animé de pulsations rythmiques. *Grosso modo*, la moitié caudale du cœur aspire par ses ostioles le sang de l'hémocoèle, tandis que la moitié rostrale, pourvue de valvules, le chasse d'arrière en avant. En effet, du 4^e au 8^e segment abdominal, le vaisseau dorsal est percé d'une paire d'ostioles latérales, au niveau du quart antérieur de chaque segment; trois paires de valvules occupent dans les segments abdominaux 1 à 3 une position homologue à celle des ostioles. A la limite commune de tous les segments abdominaux qu'il parcourt, le vaisseau cardiaque est rétréci par un manchon particulièrement contractile. Sur son trajet thoracique, le cœur exempt de toute différenciation, diminue son calibre, devenant un simple tube, que l'on peut regarder comme une aorte antérieure.

VI. — TISSU ADIPEUX

Chez *Symbiocladius*, la répartition du tissu adipeux est tout à fait caractéristique et rigoureusement constante du I^{er} au IV^e stade larvaire (pl. II, fig. 8, 11), donnant lieu à des nappes sous-hypodermiques et à des

cordons périviscéraux, bien visibles par transparence. Le réseau sous-hypodermique est nettement métamérisé; chaque segment de la larve possède sa nappe adipeuse dorsale, latérale et ventrale, aux contours déchiquetés. Par contre, les trois paires de cordons périviscéraux sont continus et bien délimités. Les cordons dorsaux cheminent sur les côtés du vaisseau cardiaque, du 1^{er} au 8^e segment abdominal. Leur zigzag figure dans la région dorsale de chacun des segments abdominaux 2 à 6, les deux branches d'un V, à ouverture antérieure. Les cordons latéraux commencent dans le mésothorax, se moulent contre la face inférieure des glandes salivaires, puis à partir du 2^e segment abdominal, ils s'élargissent parallèlement à l'intestin, en une bande ondulée, qui se termine au contact de l'ébauche gonadique, dans le 6^e segment de l'abdomen. Enfin, les cordons latéro-ventraux, relativement les plus étroits, ont un parcours sinueux, à travers les huit premiers segments abdominaux, au niveau du bord intestinal ventral.

Le tissu adipeux de *Symbiocladius* se compose de cellules fixes, agencées en syncytium. Dès le premier stade larvaire, leur cytoplasme renferme deux sortes d'inclusions : fines granulations brunâtres et sphérules réfringentes. Sur le vivant (pl. II, fig. 8) ce sont ces dernières qui prédominent; elles apparaissent plus grosses dans les cordons longitudinaux, que dans les nappes segmentaires. Entre les stades II et IV, les granulations brun-rouille augmentent de diamètre et surtout de quantité, déterminant ainsi la coloration générale de la larve (p. 48). Sur coupes histologiques, seules persistent les granulations pigmentées, alors qu'à la place des sphérules dissoutes il n'y a que des mailles creuses. En plus, on remarque autour des noyaux, des plages basophiles, qui s'accroissent au fur et à mesure que la larve parasite approche de son IV^e stade. C'est là l'origine d'un processus sécrétoire d'inclusions protéiques, qui précède la nymphose et dont je traite un peu plus loin (p. 58).

VII. — SYSTÈME TRACHÉEN

L'appareil respiratoire de la larve de *Symbiocladius* est du type apneustique, c'est-à-dire représenté par un système trachéen absolument clos, dépourvu de stigmates. Il est cependant rempli d'air, ce qui le fait trancher en blanc argenté sur le reste du corps. L'appareil trachéen n'apparaît que pendant le II^e stade larvaire, sous la forme de deux troncs longitudinaux parallèles, à disposition métamérique, s'étendant latéralement,

du 1^{er} segment thoracique au 8^e segment abdominal (fig. VIII). En outre, on voit dans chaque segment, les tronçons d'origine des futures branches latérales. Au stade III, ces dernières sont différenciées et portent de nombreuses ramifications terminales (pl. II, fig. 10). Toutefois, c'est unique-

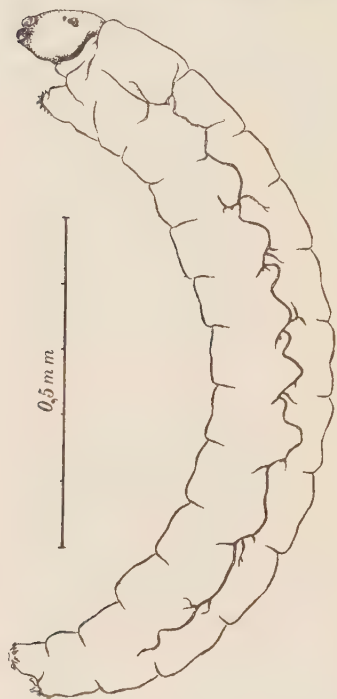


FIG. VIII. *Symbiocladius rhithrogenae*, larve au II^e stade, montrant la disposition initiale du système trachéen; *in vivo* ($\times 87$). Comparer à la figure 10, planche II.

ment au IV^e stade larvaire, que le système trachéen réalise son extension définitive. L'intima chitineuse des trachées n'est éliminée qu'au moment de la dernière mue larvaire, précédant l'état nymphal; les exuvies des stades larvaires II et III ne renferment aucune trace de l'arbre trachéen.

Examinons la topographie des trachées chez la larve au III^e stade (pl. II, fig. 10). Le tronc longitudinal est sinueux, décrivant dans les segments moyens du corps, des anses à convexité dorsale, qui se raccordent suivant un certain angle entre elles. Vers la limite antérieure de chaque segment, naissent deux branches latérales, principales: l'une, dorsale, émerge un peu avant la jonction des deux anses, l'autre, ventrale, s'échappe de ce point même. Dans les 6 premiers segments abdominaux, la branche dorsale est viscérale, se rendant en profondeur à la face tergale des différents organes. Cette branche manque dans le métathorax; le

mésothorax en possède deux, l'antérieure passant dans le prothorax. D'autre part, l'homologue de la branche dorsale s'épanouit en un plexus superficiel dans les 7^e et 8^e segments abdominaux. La branche ventrale, plus forte et diversifiée donne d'abord une courte tige, qui se ramifie en un riche plexus tégumentaire latéro-dorsal. Continuant son trajet, la branche ventrale émet, d'une part des arborisations superficielles latéro-ventrales; elle engendre d'autre part, des ramifications viscérales, allant à l'intestin, aux cordons adipeux et aux glandes génitales. Ces dernières peuvent recevoir encore un rameau profond dérivé du plexus tégumentaire latéro-dorsal du 6^e segment abdominal. La

branche ventrale porte enfin un rudiment du « tube initial », qui se met ultérieurement en rapport avec le stigmate correspondant. Le méta-thorax est dépourvu de plexus tégumentaire latéro-dorsal; en revanche, il en existe deux dans le mésothorax. Dans les segments abdominaux 7 et 8, on a vu que ce n'est pas la branche ventrale qui forme le plexus superficiel latéro-dorsal. Les branches principales ventrales du méso-, du méta-thorax et du 1^{er} segment abdominal, envoient des ramifications aux disques imaginaux des trois segments thoraciques. Derrière les disques imaginaux, les branches ventrales sont reliées par une anastomose, tantôt dans le méso-, tantôt dans le métathorax.

A l'extrémité postérieure, l'arbre trachéen se termine par quelques trachéoles dans le 9^e segment abdominal. Au niveau du prothorax, le tronc principal, aminci, se bifurque antérieurement; sa branche externe pénètre dans la tête, où elle se ramifie; sa branche interne fournit un abondant plexus superficiel latéro-dorsal et passe ensuite en profondeur, sous les ganglions cérébroïdes. Les rameaux prothoraciques externe et interne correspondraient donc respectivement aux branches trachéennes dorsale et ventrale des segments moyens du corps.

VIII. — COMPARAISON AVEC L'ANATOMIE LARVAIRE DES CHIRONOMIDES LIBRES

Les larves des Chironomides ont été l'objet de deux travaux anatomiques plus importants : le travail de MIALL et HAMMOND (1900, chap. II) sur la larve de *Chironomus dorsalis* et celui de ZAVREL (*in* THIENEMANN et ZAVREL 1916, p. 602) sur les larves des *Tanypodinae*. En outre, PAUSE (1919, pp. 374, 399) précise la topographie du système trachéen et du tissu adipeux chez la larve de *Chironomus gregarius*; AUBERTOT (1934, p. 175) étudie le tube digestif, et plus particulièrement la structure du proventricule en rapport avec la formation de la péritrophique, chez les larves de *Ch. plumosus* et *Tanypus* sp.

Aucune étude n'a été spécialement consacrée à l'organisation interne larvaire des *Orthocladinae*. ZAVREL (1926 b, p. 28) met simplement en parallèle les caractères généraux du cerveau, du cœur, de l'appareil trachéen et des glandes salivaires des larves de cette sous-famille avec ceux d'autres groupes de Chironomides.

Faute de données comparées suffisantes, il est difficile de discerner les modifications structurales internes dues à l'existence parasitaire, chez

la larve de *Symbiocladius*. Toutefois, il est à relever dès maintenant, les particularités anatomiques suivantes : 1^o ganglions cérébroïdes refoulés dans le prothorax, marquant ainsi un état régressif de la tête larvaire, qui renferme la plus grande partie du cerveau chez les *Orthocladinae* libres (cf. ZAVREL); 2^o différenciation d'une chambre stomacale, dont le jeu semble augmenter la capacité aspiratoire du proventricule et de la valvule œsophagienne, auxquels elle fait suite; 3^o mésentéron de gros calibre à villosités uniformément réparties, indiquant qu'il est capable d'absorption sur toute son étendue; 4^o développement excessif des glandes salivaires, qui se suivent, ne pouvant pas subsister côte à côte, caractère lié à l'importance de leur sécrétion pour la fixation et peut-être aussi pour l'action spécifique de la larve parasite sur l'hôte (voir p. 88, 235).

§ 4. — Préliminaires de la nymphose

I. — ÉBAUCHES IMAGINALES

Les ébauches imaginales thoraciques apparaissent nettement dès le commencement du III^e stade larvaire, au nombre de cinq paires, enchâssées dans la paroi latérale des trois premiers segments (pl. II, fig. 10). Leur état semble stationnaire jusqu'au début du stade IV (pl. II, fig. 11), mais à partir de ce moment, elles subissent une évolution rapide. Les trois paires ventrales, une par segment thoracique, donneront respectivement les pattes antérieures, moyennes et postérieures; la paire mésothoracique dorsale, la plus grande de toutes, formera les ailes; enfin, la paire métathoracique dorsale produira les balanciers. On reconnaît parfaitement tous ces appendices, quoique repliés sur eux-mêmes, chez les deux sexes de la larve définitivement accrue (pl. I, fig. 5, 6). La segmentation primitive du thorax, s'efface; la différenciation des muscles alaires, disposés en couches dorso-longitudinales et latéro-transversales, contribue au développement considérable de la région thoracique.

Depuis le 1^{er} stade larvaire, on remarque sur les côtés de chaque segment thoracique un groupe de trois poils, qui persistent dans les stades ultérieurs; les segments abdominaux en sont dépourvus. A partir du stade III, ces groupes de poils se trouvent superposés aux disques imaginaires des trois paires de pattes (pl. II, fig. 17). Ce seraient, d'après KELLIN (1915, p. 166), qui les a fait connaître chez la plupart des larves de Diptères, les derniers vestiges sensoriels des pattes larvaires disparues.

Pendant le IV^e stade, la tête imaginaire s'organise aux dépens d'ébauches entièrement nouvelles, logées et à l'intérieur de la capsule céphalique larvaire, et derrière celle-ci, dans le prothorax. Environ 36 heures avant la nymphose, les yeux imaginaires deviennent visibles sur le vivant, grâce à la coloration rouge vive de leurs ommatidies. Encore rétrécis, ils sortent presque complètement de la tête larvaire, occupant la région cervicale, tout au début du prothorax (fig. ix). A leur niveau, sont également entraînés les minuscules yeux larvaires, dont le pigment noir contraste avec le vermillon des yeux composés. La position des yeux imaginaires hors de la tête larvaire est encore une preuve de la régression de cette dernière, qui comprend en entier les ébauches des yeux composés chez les *Orthoclaadiinae* libres (ZAVREL 1907, p. 253, fig. 10; 1926, p. 29; CONSTANTINEANU 1930, p. 268, fig. 3, 4).

En même temps que les yeux imaginaires, se dessine dans le mésothorax, sous la cuticule larvaire, une structure chitineuse paire d'un brun foncé, qui tranche nettement sur les ébauches pâles (pl. I, fig. 5, 6). Ce sclérite forme une toute petite gouttière évasée vers le haut, juste à l'insertion du bord antérieur de la future aile (pl. I, fig. 7). Sa présence chez la larve âgée est un signe sûr de l'approche de la nymphose; on le reconnaît encore sur le mésothorax des nymphes venant de muer, tant que leur tégument ne s'est pas assombri. CLAASSEN (1922, p. 398, fig. 7) le mentionne chez la larve de *Symbiocladius equitans* en fin de croissance. J'ai observé une structure analogue chez la larve rhéophile d'un *Orthoclaadia* indéterminé, à Sinaïa (Roumanie). La signification de ce sclérite mésothoracique pair m'échappe complètement; d'après sa localisation, on ne saurait le prendre ni pour une corne prothoracique, ni pour un stigmate mésothoracique.

L'apparition des ébauches des stigmates abdominaux remonte au



FIG. IX. *Symbiocladius rhithrogenae*, extrémité antérieure d'une larve ♂ en fin de croissance, montrant les yeux larvaires déplacés au début du prothorax, au-dessus de l'ébauche des yeux imaginaires composés; *in vivo*, côté gauche ($\times 135$); oi, oeil imaginal rouge; ol, oeil larvaire noir; ll, tête larvaire; tn, tête nymphale.

début du III^e stade larvaire, simultanément à celle des disques imaginaires thoraciques. La larve venant d'entrer au IV^e stade porte sept paires d'ébauches stigmatiques, situées sur les côtés des sept premiers segments abdominaux (pl. II, fig. 11). Le thorax est pourvu de deux paires de stigmates, que l'on observe mieux chez les larves mûres (pl. I, fig. 5, 6). Les stigmates antérieurs, mésothoraciques, se trouvent sur le sillon latéral, séparant le prothorax du mésothorax; les stigmates postérieurs, métathoraciques sont recouverts par les balanciers. Cette disposition des ébauches stigmatiques, lesquelles n'acquièrent des rapports avec les trachées que pendant le IV^e stade larvaire, se confirme au moment de la mue conduisant à l'état nymphal. A mesure que la nymphe se dégage de la dernière peau larvaire, on voit les trachées, insérées par une extrémité à l'exuvie, sortir en faisceaux argentés à travers les orifices stigmatiques nymphaux, suivant la topographie indiquée ci-dessus.

II. — DIMORPHISME SEXUEL DES RÉSERVES PROTÉIQUES DU TISSU ADIPEUX

a) *Les faits.* — Au cours du dernier stade larvaire, le tissu adipeux de *Symbiocladius* offre dans le sexe femelle une série de modifications remarquables, limitées à la région abdominale, sans distinction sensible entre les nappes sous-hypodermiques et les cordons périviscéraux. Les formations adipeuses, dont la structure était auparavant syncytiale, acquièrent au début du stade IV un aspect pavimenteux, dû à un état de rétraction des cellules constitutives. Chaque noyau est entouré d'un cytoplasme très basophile, dense et polyédrique, séparé des éléments voisins par des limites claires. Les noyaux possèdent une chromatine pelotonnée, ainsi qu'un nucléole en forme de calotte pariétale; les cytoplasmes basophiles montrent un certain nombre de petites vacuoles. Bientôt, des sphérules protéiques y apparaissent, qui retiennent fortement l'hématoxyline. Ces sphérules noires grossissent et deviennent tellement nombreuses à l'intérieur de chaque cellule, qu'elles arrivent à combler littéralement l'ensemble du tissu adipeux abdominal (pl. IX, fig. 110). Celui-ci conserve l'aspect pavimenteux, tant que l'élaboration des sphérules protéiques [dure, soit [environ jusqu'au milieu du IV^e stade larvaire. A partir de ce moment, la structure syncytiale réapparaît; les couches adipeuses dilatées sont toujours chargées de sphérules noires, groupées autour des noyaux; on remarque cependant des mailles vides parmi les

sphérules. D'abord réduites, ces mailles augmentent progressivement, transformant le tissu adipeux en un réseau lâche et gonflé. La larve prête à se nymphoser, présente encore une grosse quantité de sphérules noires, qui disparaîtront pendant la période nymphale. Chez la mouche femelle venant d'éclore, la cavité abdominale presque entièrement occupée par les ovaires, contient à peine quelques restes de tissu adipeux. Celui-ci apparaît comme un réseau polygonal, parsemé de granules pigmentés et pourvu de noyaux pycnotiques, entourés de rares inclusions acidophiles.

Chez la larve mâle au milieu du stade IV, l'image du tissu adipeux abdominal contraste tellement avec celle de la femelle, qu'elle nous permet de diagnostiquer les sexes à coup sûr. En effet, les sphérules noires manquent, étant remplacées par des boules acidophiles beaucoup plus rares, qui se colorent en rose par l'érythrosine; les grands syncytiums que forment les couches adipeuses mâles offrent en outre de nombreuses mailles vides et des granulations pigmentées (pl. IX, fig. 111). Dans l'hémocoel, on remarque un coagulum éosinophile, beaucoup plus épais que chez les larves femelles. La nymphe récemment constituée, possède un tissu adipeux abdominal à mailles notablement élargies et à boules roses en voie de disparition. Chez l'imago mâle, l'abondant tissu adipeux abdominal prend l'aspect d'un réseau excessivement lâche; tout contre les parois se trouvent les noyaux pycnotiques et des granules brunâtres, ces derniers, très nombreux dans les couches sous-hypodermiques.

L'évolution du tissu adipeux thoracique est, d'une part bien différente du cycle sécrétoire des formations adipeuses abdominales, et d'autre part, assez ressemblante dans les deux sexes. Chez la larve femelle, on note d'abord une disposition pavimenteuse des cellules, à cytoplasmes basophiles et condensés; vient ensuite un aspect syncytial, de plus en plus riche en vacuoles; peu de temps avant la nymphose, apparaissent des inclusions rondes, colorables en noir par l'hématoxyline, mais de diamètre et en nombre plus petits que les sphérules basophiles abdominales; enfin les affinités éosinophiles des cytoplasmes s'accroissent progressivement. Au commencement du stade nymphal, les cellules adipeuses thoraciques sont en voie de ségrégation; leur cytoplasme est acidophile, très vacuolaire; les petites inclusions noires subsistent encore. La femelle adulte possède dans le thorax, des cellules adipeuses bien délimitées, ramassées, le plus souvent ellipsoïdales, comprenant chacune un noyau central et un cytoplasme bourré d'enclaves éosinophiles, rose

vif, entremêlées de fins grains de pigment brun. Dans le thorax des mâles, le tissu adipeux subit une transformation parallèle à celle observée chez les femelles, avec les différences secondaires que voici : les petites inclusions formées à la veille de la nymphose sont acidophiles ; chez l'imago, il y a plus de vacuoles que d'enclaves roses, dans les cellules adipeuses ségréguées.

En définitive, chez *Symbiocladius*, l'évolution histo-physiologique du tissu adipeux est différente, selon que ce tissu appartient au thorax ou à l'abdomen. Les couches adipeuses thoraciques n'atteignent leur différenciation complète (ségrégation des éléments, comblés d'enclaves éosinophiles) que chez le moucheron adulte et représentent de ce fait le véritable tissu adipeux imaginal. Le complexe adipeux abdominal est le siège d'un processus sécrétoire de réserves protéiques figurées, qui sont consommées pendant la métamorphose, dont le tissu adipeux abdominal sort totalement épuisé. La quantité et les affinités chromatiques des protéines élaborées varient nettement suivant le sexe : nombreuses sphérules basophiles chez la femelle, éparses boules acidophiles chez le mâle. Dans le sexe femelle, cette massive production de réserves protéiques adipeuses, précède la vitellogenèse ovarienne, pour décroître pendant la phase d'accumulation du vitellus, qui est, lui-même, sous forme de boules basophiles (voir p. 63).

b) *Discussion*. — Les recherches de BERLESE (1901-02), portant sur des représentants de divers ordres d'Insectes à métamorphose complète (Diptères, Lépidoptères, Hyménoptères, Coléoptères, Neuroptères), ont établi que le tissu adipeux ou « trophocytaire » renferme, outre les vacuoles de graisse et les concrétions uriques, des réserves albuminoïdes figurées, généralement élaborées vers la fin de la vie larvaire, peu de temps avant la nymphose. Ces plastes albuminoïdes, le plus souvent acidophiles, sont parfois basophiles ou amphophiles (KOLLMANN 1908, p. 136), étant utilisées au fur et à mesure de l'édification de la forme imaginale et de la maturation des éléments génitaux, particulièrement des ovules ; PHILIPTSCHENKO (1907, p. 282) les regarde comme des produits analogues au vitellus. Elles ont occasionné un nombre considérable d'observations de la part des auteurs, ayant étudié le tissu adipeux des Insectes (voir KREUSCHER 1922, p. 266 ; SCHMIEDER 1928).

Chez les Diptères, les travaux les plus importants dans ce domaine sont : celui de PÉREZ (1910, p. 209) sur les Muscides, ceux de DE BOISSEZON (1930, p. 386) et de HOSSELET (1931, p. 165) sur les Culicidés. Les inclusions du tissu adipeux se répar-

tissent différemment entre le thorax et l'abdomen : chez *Calliphora*, les cellules adipeuses thoraciques possèdent beaucoup de graisse et peu d'albuminoïdes, en revanche les éléments adipeux abdominaux sont comblés de sphérules éosinophiles (PÉREZ); chez les *Culex*, la disposition est inverse, les boules albuminoïdes prédominant dans la région thoracique (BERLESE 1901, p. 98; DE BOISSEZON).

Nos connaissances relatives à l'évolution du tissu adipeux des Chironomides sont dues aux auteurs suivants : VANEY (1902, p. 46, 55), KRIEBEL (1927) et Mme JUGA (1932, 1935). VANEY signale des différences structurales entre les formations adipeuses thoraciques et abdominales. Sur un matériel varié (*Prodiamesa*, plusieurs *Chironomus*, *Polypedillum*, *Zavreliella*), KRIEBEL trouve les réserves grasses et albuminoïdes principalement localisées dans le tissu adipeux profond, tandis que les dépôts uriques sont accumulés dans les parties superficielles. D'après Mme JUGA (1932, p. 590), les trophocytes périphériques des larves à hémoglobine du groupe *genuinus*, s'enrichissent en sphérules jaunes de nature lipo-protéique et d'origine chondriosomique, à l'approche de la nymphose. Ces inclusions, de même que les boules réfringentes décrites (Mme VOÏNOV 1928) chez les larves mûres de *Simulium*, sont dissoutes sur les coupes montées au baume.

Que sait-on des réserves adipeuses en rapport avec le sexe chez les Insectes? PÉREZ (1902, p. 280, fig. 18) nous dit qu'à l'éclosion, le mâle de *Formica rufa* a l'abdomen presque vide d'éléments adipeux, alors que la femelle en est abondamment pourvue. Parallèlement, le mâle est sexuellement mûr avant la femelle, qui, elle, n'a pas accompli sa vitellogénèse; les formations adipeuses servent donc à la différenciation complète des produits génitaux. DE BOISSEZON (p. 401) chez *Culex pipiens*, nous apprend que la maturation des œufs et la ponte, peuvent s'effectuer exclusivement aux dépens des substances adipeuses, grasses et albuminoïdes, en l'absence de toute nourriture sanguine. Enfin, selon KREUSCHER, le corps adipeux du Dytique, est notablement plus développé chez la femelle à l'époque de la maturation des œufs, que chez le mâle.

En somme, dans l'état actuel de la question, qu'il s'agisse de Chironomides ou d'autres Insectes, on n'a pas encore mis en évidence, quant aux réserves protéiques du tissu adipeux, des différences sexuelles de l'ordre de celles que j'ai observées au cours du IV^e stade larvaire chez *Symbiocladius*. La production excessive d'inclusions albuminoïdes, basophiles comme le vitellus, dans le tissu adipeux de la larve parasite femelle, doit être mise en relation avec la maturation précoce d'un nombre élevé d'œufs, pondus immédiatement après l'éclosion par une imago autophage et vraisemblablement douée d'hyperfécondité.

III. — APPAREIL GÉNITAL

Du I^{er} au début du IV^e stade, la larve de *Symbiocladius* présente sur le vivant une paire d'ébauches gonadiques ellipsoïdales, placées latérale-

ment dans le 6^e segment abdominal, entre les tubes de Malpighi d'un même côté (pl. II, fig. 9). Un fin tractus, rudiment des canaux vecteurs mésodermiques, part du bord postérieur de chaque glande, se dirigeant en arrière. Durant les trois premiers stades larvaires, les gonades contiennent sous leur enveloppe, un amas de cellules germinales, de plus en plus nombreuses, dont l'état indifférencié ne permet pas d'en reconnaître le sexe. A partir du stade II, un bourgeon génital hypodermique pair se dessine sous la face ventrale du 9^e segment abdominal, occupant le milieu du sternite jusqu'à sa limite avec le 8^e segment (pl. II, fig. 9-11). Il est à observer, que ce bourgeon des parties génitales ectodermiques, précède d'un stade l'apparition des disques imaginaires somatiques, tels ceux des appendices thoraciques.

Suivons d'après les coupes histologiques, la constitution de l'appareil reproducteur mâle, au cours du IV^e et dernier stade larvaire. Tout le contenu des testicules, qui conservent la forme ellipsoïdale primitive, se transforme en une masse de spermatozoïdes, dont les queues sont bien visibles, depuis le milieu du stade IV. Deux cordons mésodermiques encore pleins, représentent les conduits déférents qui descendent du bord postéro-ventral des testicules jusqu'au 9^e segment abdominal, en direction de l'ébauche génitale hypodermique¹. Celle-ci se développe d'une part en un épaissement superficiel pair, origine de l'hypopygium, l'armature copulatrice mâle; d'autre part, elle donne en profondeur, entre le côlon et la paroi ventrale du corps, le canal éjaculateur, composé de deux moitiés coalescentes, droite et gauche. A la veille de la nymphose, le tractus génital mâle est nettement esquissé : les deux poches testiculaires piriformes se prolongent par les conduits déférents, lesquels après avoir décrit une double anse, arrivent au contact du canal éjaculateur recourbé, et ce dernier va jusqu'à la rencontre des rudiments hypopygiaux.

La différenciation de l'appareil reproducteur femelle commence également avec le IV^e stade larvaire. En coupe sagittale, les ovaires montrent deux couches bien distinctes : l'une, corticale, comprenant les oocytes disposés radialement; l'autre, centrale, composée d'un parenchyme mésodermique, qui se pédiculise et s'échappe ventralement de l'enveloppe ovarienne. Au delà des ovaires, ce tissu mésodermique forme deux cordons ventraux, les futurs oviductes, qui atteignent le bord anté-

1. Selon MIALL et HAMMOND (1900, p. 136, fig. 100), la larve mâle de *Chironomus dorsalis* aurait, tout comme la femelle, une seconde ébauche génitale hypodermique au-dessous du 8^e sternite abdominal. Je ne l'ai pas trouvée chez *Symbiocladius* mâle; on ne voit pas d'ailleurs à quoi elle pourrait bien donner naissance à ce niveau-là.

rieur du 8^e segment abdominal. Il existe deux ébauches génitales hypodermiques, fort rapprochées entre elles : une première plus petite, localisée à la limite ventrale des 8^e et 9^e segments abdominaux ; une seconde, insérée à la paroi du 9^e sternite et développée en un long diverticule, dont l'extrémité libre est orientée dorsalement et en avant. L'ébauche antérieure donnera la vulve et les réceptacles séminaux, le diverticule postérieur deviendra la glande à mucilage.

La région mésodermique centrale des ovaires fournit les cellules folliculaires, qui vont édifier les tubes ovariens autour des oocytes de la zone corticale. Dans chaque tube ovarien, il ne mûrit qu'un seul follicule, contenant un oocyte et, contre le pôle postérieur de celui-ci, une cellule vitellogène, d'abord très petite (pl. IV, fig. 29). Pendant le dernier tiers du IV^e stade larvaire, les cellules vitellogènes commencent à s'accroître et deviennent plus grandes que les oocytes, accumulant dans leur cytoplasme du vitellus, qui apparaît principalement comme des boules albuminoïdes fortement basophiles (pl. IV, fig. 30). La vitellogenèse s'achève durant la nymphose, de sorte que chez l'imago venant d'éclore, les follicules arrondis auront abouti à des ovules ellipsoïdaux, prêts à être fécondés et pondus (voir p. 39).

De pair avec la constitution des tubes ovariens¹, implantés sur l'oviducte axial, les ovaires perdent leur forme initiale régulière, envahissant de plus en plus la cavité abdominale. Chez la larve mûre, les ovaires s'étendent du 4^e au 8^e segment abdominal, où les oviductes offrent une portion élargie, qui n'est pas encore en connexion avec les dérivés ectodermiques. La glande mucipare se présente telle une vaste poche, remontant jusqu'au 5^e segment abdominal et remplie d'une abondante sécrétion amorphe, faiblement basophile.

Il est à souligner la relation chronologique qui existe entre la vitellogenèse ovarienne et la sécrétion des sphérules protéiques du tissu adipeux (p. 58) : celle-là commence à se manifester uniquement quand celle-ci vient de se terminer. Ensuite, la vitellogenèse s'accompagne de la fonte progressive, jusqu'à la consommation totale des réserves albuminoïdes du tissu adipeux, chez l'imago ovigère.

1. BERLESE (1909, I, p. 879, fig. 1164, 1194), en s'appuyant sur un travail de KOSCHEWNIKOFF (? 1891 ou 1905), dont il reproduit deux figures, considère les ovaires de « *Chironomus* » comme dépourvus de tubes ovariens et rentrant de ce fait dans la catégorie spéciale des ovaires « diérostiques », en même temps que ceux d'*Anopheles*, de certains Braconides et des Collembolles. Les données de MIALL et HAMMOND (1900, p. 111, fig. 79, 81), sur *Chironomus dorsalis* ainsi que mes propres observations chez *Symbiocladius*, établissent la présence certaine des tubes ovariens chez ces deux représentants éloignés parmi les Chironomides.

Parallèlement au développement de leur appareil génital, les larves de *Symbiocladius* en fin de croissance, acquièrent extérieurement plusieurs caractères différentiels entre les deux sexes (pl. I, fig. 5, 6). Ainsi, les larves femelles réalisent une taille moyenne supérieure à celle des mâles (p. 42); leur abdomen est plus volumineux que chez ces derniers, paraissant moins atténué vis-à-vis du thorax; enfin, sur l'abdomen femelle, l'ébauche génitale hypodermique soulève le 8^e sternite, alors que chez la larve mâle, cette saillie intéresse la face ventrale du 9^e segment abdominal.

§ 5. — La nymphe

I. — DONNÉES NUMÉRIQUES

Le tableau VI montre les limites de variation de la taille nymphale de *Symbiocladius rithrogenae*, d'après la mensuration d'une quarantaine de nymphes âgées, réparties en quatre lots égaux, en rapport avec le sexe du Chironomide et l'espèce-hôte. Les mesures ont été effectuées dans les mêmes conditions que pour les larves (p. 41); elles portent exclusivement sur des matériaux roumains. Sur les nymphes de *Symbiocladius* récoltées en France, j'ai obtenu des valeurs très rapprochées, mais le nombre d'individus est insuffisant pour en faire état dans ce tableau.

TABLEAU VI. — Variation de la taille nymphale de *Symbiocladius rhithrogenae*, en Roumanie.

<i>Symbiocladius</i> TAILLE NYMPHALE EN mm.	MÂLES		FEMELLES	
	<i>Heptagenia</i>	<i>Rhithrogena</i>	<i>Heptagenia</i>	<i>Rhithrogena</i>
Minimum.....	3,96	4	4,25	4,08
Maximum.....	4,33	5,12	5,25	5,75
Moyenne.....	4,16	4,55	4,72	4,94

Il s'ensuit : 1^o que les nymphes mâles sont constamment plus petites que les femelles; 2^o que dans chaque sexe, les nymphes fixées sur *Heptagenia* ont une taille moyenne inférieure à celle des nymphes portées par *Rhithrogena*.

Le tableau VII réunit les moyennes arithmétiques de la croissance linéaire et pondérale des *Symbiocladius* mâles et femelles, au cours des trois principales phases du cycle vital : larve mûre, nymphe et imago. Les chiffres moyens de la taille sont calculés d'après les tableaux anté-

rieurs, en tenant compte des parasites trouvés sur les deux hôtes. Les poids moyens sont établis en pesant cinq sujets pour chaque stade considéré et pour chaque sexe séparément. Les pesées individuelles furent contrôlées par des pesées collectives des exemplaires, uniquement prélevés sur *Rhithrogena* et venant d'être séchés pendant 5 à 7 minutes sur du papier-filtre.

TABLEAU VII. — Moyennes arithmétiques de la croissance linéaire et pondérale pendant le développement postembryonnaire de *Symbiocladius rhithrogenae*.

<i>Symbiocladius rhithrogenae</i>	MÂLES			FEMELLES		
	LARVE MÛRE	NYMPHE	IMAGO	LARVE MÛRE	NYMPHE	IMAGO
Taille moyenne en mm.....	5,03	4,35	3,9	5,73	4,83	3,6
Poids moyen en grammes...	0,0019	0,0019	0,001 1	0,0032	0,0034	0,0022

En opposition avec l'accroissement progressif enregistré durant la vie larvaire, le passage de la larve à la nymphe et de la nymphe à l'imago, implique chaque fois une diminution de taille, dans les deux sexes. Mais, alors que la taille moyenne des larves et des nymphes femelles demeure supérieure à celle des stades mâles correspondants, ce rapport est brusquement inversé entre les imagos, les moucheron mâles étant toujours plus longs que les femelles. Il n'y a là qu'un effet de morphogenèse, facilement démasqué par les données pondérales, car à tous les stades, le poids moyen de la femelle dépasse notablement celui du mâle. D'autre part, dans chaque sexe, la nymphe conserve le même poids que la larve dont elle est issue; par contre, l'imago aérienne subit une perte de poids appréciable relativement à la nymphe aquatique. Afin d'interpréter correctement les chiffres de la croissance pondérale, il faudrait pouvoir mettre en ligne de compte la variation de la teneur en eau, se produisant lors des différentes mues, comme TEISSIER (1931, p. 61) le fait remarquer pour les Insectes aquatiques. D'une manière générale, le rythme de la croissance de *Symbiocladius* au cours de son développement postembryonnaire, est comparable à celui de la plupart des Insectes holométaboliques.

II. — CARACTÈRES EXTERNES

On reconnaît sans peine dans la forme nymphale de *Symbiocladius* (pl. I, fig. 3, 4) un représentant des nymphes mobiles de la famille

des Chironomides. Par rapport à la larve mûre dont elle dérive, la nymphe a un corps raccourci par la perte de la capsule céphalique larvaire et du 10^e segment abdominal, par l'emplacement sous-apical de la nouvelle tête, enfin par la réduction du prothorax et du 9^e segment abdominal, ce dernier étant devenu un simple étui de la future armure copulatrice. En revanche, c'est le puissant développement du thorax et de ses appendices symétriquement repliés du côté ventral, qui domine la morphologie nymphale. Tout en ayant l'abdomen mobile, la nymphe de *Symbiocladius* retirée de son sac, se tient la plupart du temps coudée à partir du 4^e segment abdominal; cette attitude particulière s'explique par la position qu'elle occupe sur l'Éphémère-hôte (p. 91).

Le dimorphisme sexuel, à peine esquissé à la fin de la vie larvaire, se précise au stade nymphal (pl. I, fig. 3, 4), par les caractères énumérés ci-dessous, outre la taille : 1^o Chez la nymphe mâle, présence de longues antennes, renflées à leur base, se terminant latéralement, sous les ailes, vers la limite postérieure du thorax; par contre, chez la femelle, antennes fines et courtes, dépassant légèrement la base de la tête. Corrélativement à l'importance inégale des antennes, le sommet du notum surmonte la tête de la nymphe femelle, alors que tête et notum sont au même niveau chez le mâle; 2^o largeur des fourreaux alaires et volume de l'abdomen, beaucoup plus considérables dans le sexe femelle, que chez la nymphe mâle; 3^o conformation dissemblable du dernier segment abdominal, qui chez le mâle, se compose d'une plaque dorsale, correspondant au 9^e tergite imaginal et d'une paire de lobes ventraux très allongés, coalescents proximalelement, dans lesquels vont se former les deux branches de l'hypopygium. Chez la nymphe femelle, le segment terminal est court, faiblement divisé en deux moignons apicaux, où logeront les valves génitales de l'imago.

La coloration de la nymphe change assez rapidement au cours de son existence. La nymphe venant de muer offre encore les teintes pâles de la larve âgée, à travers sa cuticule parfaitement transparente. Elle a des yeux composés d'un beau vermillon, près du bord inférieur desquels se trouvent les yeux larvaires, noirs et minuscules (fig. x). Le sclérite mésothoracique pair (voir p. 57) apparaît très nettement à la racine du bord antérieur des fourreaux alaires. Au bout de 12 heures, l'assombrissement graduel du tégument nymphal, marque un liséré grisâtre sur le pourtour des ailes, des pattes, du thorax, de la tête et de l'extrémité postérieure. Le second jour, les tergites abdominaux et les régions pleurales com-

mencent à être délimitées en gris foncé. Sur le milieu des tergites, on aperçoit quatre petites taches, disposées selon les angles d'un rectangle. Le 3^e jour, l'imago s'étant constituée à l'intérieur de la nymphe, celle-ci devient de plus en plus noire, d'abord au niveau de la tête et du thorax, ensuite dans le reste du corps. En noircissant, les yeux imaginaires cachent complètement les yeux larvaires glissés en dessous; la paire de sclérites mésothoraciques se perd sur le fond sombre de la peau nymphale.

Hautement caractéristiques pour les nymphes de Chironomides libres, sont les cornes prothoraciques et la phanérotaxie abdominale, celle-ci devenant particulièrement riche autour de l'extrémité postérieure. Chez la nymphe de *Symbiocladius*, les cornes prothoraciques font défaut. Tout au plus, leur emplacement est-il indiqué par une cicatricule paire, située un peu au-dessus et en avant de chaque stigmate mésothoracique, mais

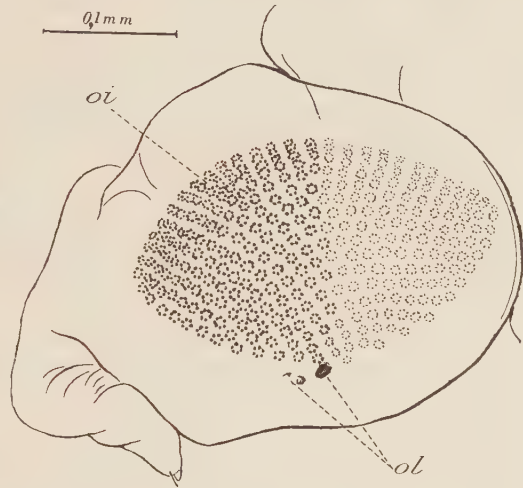


FIG. X. *Symbiocladius rithrogenae*, région céphalique d'une nymphe ♂ venant d'éclorre, montrant les yeux larvaires noirs près du bord inférieur des yeux composés encore rouges; *in vivo*, côté gauche ($\times 180$). Les ommatidies de ces derniers sont plus apparentes dans la moitié antérieure que dans celle postérieure; oi, œil imaginal; ol, œil larvaire.

aucune trachée n'y aboutit. CLAASSEN (1922, p. 398, fig. 7) chez *Symbiocladius equitans* de l'Amérique du Nord, de même que DORIER (1926 b, p. 67, fig. 4) chez les nymphes françaises de *S. rithrogenae*, ont pris les structures que je désigne ici comme des « sclérites mésothoraciques » (p. 57) pour des cornes prothoraciques plus ou moins rudimentaires. J'ai, moi-même, commis cette erreur dans ma note du début (CODREANU 1925, p. 732). Je ferai remarquer une fois de plus, que par leur place à l'insertion du bord alaire antérieur, leur conformation en gouttière et leur indépendance vis-à-vis du système trachéen, les deux sclérites mésothoraciques n'ont absolument rien à faire avec de véritables cornes prothoraciques respiratoires. Ces dernières sont inégalement développées dans les différents groupes de Chironomides libres, étant même absentes chez certains Orthocladias.

La phanérotaxie abdominale est à tel point réduite chez la nymphe de *Symbiocladius*, qu'à première vue, son abdomen paraît glabre, d'un bout à l'autre. C'est sur les exuvies nymphales (pl. III, fig. 23, 24) que l'on observe mieux la phanérotaxie, limitée à la face dorsale de l'abdomen, à l'exclusion des deux premiers segments qui sont nus. Les tergites 3 à 5 présentent sur leur bord postérieur deux bandes transversales parallèles, se résolvant chacune en plusieurs rangées de spinules. Celles de la bande marginale, dirigées vers l'avant, sont plus robustes que les spinules orientées dans le sens contraire, appartenant à la bande submarginale. Quant aux tergites 6 à 8, ils portent sur leur bord postérieur une seule bande transversale, correspondant à la submarginale des segments précédents, parce que formée de spinules dirigées toutes vers l'arrière; d'ailleurs, des spinules rudimentaires marquent la trace de la bande marginale sur le 6^e tergite. Le 8^e tergite abdominal a un aspect finement chagriné, qui se réduit au fur et à mesure que l'on remonte la face dorsale des autres segments, à une zone de plus en plus étroite près de leur bord antérieur.

En même temps, l'exuvie nymphale montre clairement la répartition des stigmates en deux paires thoraciques et sept abdominales; l'intima chitineuse de ces dernières est particulièrement distincte dans les segments abdominaux 5 à 7. Dépourvue de cornes prothoraciques et de stigmates fonctionnels, la nymphe de *Symbiocladius* a, tout comme sa larve, une respiration apneustique.

§ 6. — Discussion systématique d'après les caractères larvaires et nymphaux

I. — DESCRIPTION DES AUTEURS

Pour la détermination spécifique des Chironomides, les caractères larvaires et nymphaux sont tout aussi importants que ceux de l'imago. Telle est la conclusion de THIENEMANN (1934 a, p. 31), le promoteur des recherches hydrobiologiques et systématiques modernes sur les métamorphoses des Chironomides. L'étude de la forme adulte de *Symbiocladius* parasite des Éphémères, établit jusqu'à plus ample informé, l'existence en Europe, d'une seule espèce, *S. rhithrogenae* (voir p. 28). Ce résultat est-il confirmé par la comparaison des stades larvaires et nymphaux de diverses provenances ?

Pour ma part, je n'ai constaté rigoureusement aucune différence dans les larves et les nymphes de *Symbiocladius*, provenant d'hôtes différents (*Heptagenia*, *Rhithrogena*) ou de pays assez éloignés (Roumanie, France).

Aussi, mes données s'accordent généralement avec les descriptions que ZAVREL (1924, pp. 20, 35, fig. 14-16) et DORIER (1926 b, fig. I-II) ont publiées sur les stades larvaire et nymphal de *S. rhithrogenae* respectivement de Tchécoslovaquie et de France. Les divergences de détail qui nous séparent, sont dues à des inattentions, que je vais mettre au point dans un prochain travail spécialement consacré à la morphologie larvaire et nymphale de ce Chironomide parasite. Pour l'instant, je me borne à éclaircir la question des yeux larvaires. Selon ZAVREL, la vie parasitaire aurait entraîné la perte des yeux, chez la larve de *Symbiocladius*. CLAASSEN non plus ne les a pas vu chez l'espèce nord-américaine, *S. equitans*, ayant confondu les « boutonnières » ventrales de la bordure noire occipitale avec de prétendus ocelles. Cela tient à ce que les deux auteurs n'ont examiné que des larves âgées, dont il aurait fallu chercher les yeux derrière la tête, dans la zone cervicale du prothorax (fig. IX). Car les yeux larvaires existent bien, depuis la larve primaire jusqu'à la nymphe nouvellement formée (fig. X), mais ils subissent des déplacements plus ou moins considérables à la veille des mues (voir p. 95). C'est ainsi que DORIER les a trouvés en place, au début du jeune stade qu'il a figuré.

Quelle est par rapport à *S. rhithrogenae*, la valeur taxonomique de *S. (Phaenocladius) microcephalus* (Zavrel 1924), espèce jumelle créée en absence de l'imago, d'après quelques larves et nymphes, recueillies sur *Ecdyurus fluminum*, en Tchécoslovaquie (ZAVREL, pp. 16, 34, fig. 13-18)? La différence d'hôte ne compte pas, *S. rhithrogenae* étant un ectoparasite polyphage susceptible d'infester trois espèces d'Éphémères, dont accidentellement *E. fluminum* (voir p. 74); au surplus, la détermination de l'hôte ne peut pas être tenue pour exacte à une époque où l'on distinguait mal les nymphes d'*Ecdyonurus* de celles d'*Heptagenia*. ZAVREL ne fournit aucun caractère différentiel de la nymphe de *S. microcephalus* vis-à-vis de celle de *S. rhithrogenae*. Enfin, entre les larves de ces deux espèces, les différences portant sur les antennes, les mandibules, le labre et le labium, se ramènent à l'observation défectueuse de ces appendices, tantôt chez *microcephalus* (antennes et mandibules), tantôt chez *rhithrogenae* (labre et labium). Donc, jusqu'à de nouvelles preuves, *S. (Phaenocladius) microcephalus* doit être mis en synonymie avec *S. rhithrogenae* (Zavr. 1924).

Quant à *S. equitans* (Claassen 1922) de l'Amérique du Nord, des recherches plus précises sont nécessaires afin d'établir ses caractères larvaires et nymphaux, qui le distinguent de l'unique espèce jusqu'à présent connue en Europe.

II. — AFFINITÉS

D'après la morphologie larvaire et nymphale, ZAVREL (1924) n'a pas hésité de faire rentrer dans le genre *Phaenocladus*, les Chironomides parasites qu'il venait de découvrir sur les Éphémères de Tchécoslovaquie. Plus récemment, THIENEMANN (1934 a, p. 32) assigne aux différents synonymes de *Symbiocladius*, une place au voisinage d'*Euphaenocladus*, nouveau genre démembré de l'ancien *Phaenocladus* Kieff., essentiellement en considération des formes larvaires et nymphales. Dans quelle mesure, ces affinités du genre *Symbiocladius*, dont j'ai tâché d'épurer le contenu, sont-elles soutenables ?

Il ressort des recherches de THIENEMANN (1921, p. 845, 1934 a) et de LENZ (1923), que parmi les *Orthoclaadiinae*, les larves et les nymphes de *Phaenocladus* constituent un groupe aberrant, de par leur vie fousseuse terrestre. En voici les caractéristiques morphologiques à l'état larvaire : réduction de la chaetotaxie céphalique ; fausses pattes antérieures ramassées et faiblement échancrées ; absence des tubercules sétigères et de leurs soies sur l'avant-dernier segment abdominal ; transformation de l'extrémité postérieure, par perte des fausses pattes, en un bourrelet circulaire, rétractile avec sa couronne de crochets et les quatre papilles anales. La morphologie nymphale est simplifiée à l'extrême : pas de cornes prothoraciques ; revêtement dorsal de spinules presque uniformément réparties ; segment anal inerme.

Il apparaît évident qu'en opposition avec la majorité des *Orthoclaadiinae*, menant une existence aquatique libre, les larves et les nymphes tant d'*Euphaenocladus* que de *Symbiocladius*, offrent en commun une régression frappante de leurs organes locomoteurs et sensoriels. Mais comme cette régression se manifeste en rapport avec des circonstances écologiques exceptionnelles et suivant des modalités différentes dans les deux genres, il faudrait se garder d'en conclure à une proche parenté entre ceux-ci. D'ailleurs, on conçoit mal une descendance directe entre deux groupes extrêmement spécialisés, dont chacun est adapté à un mode de vie très particulier : *Euphaenocladus* a des mœurs fousseuses terrestres, *Symbiocladius* au parasitisme dans le milieu torrenticole. Au surplus, dans les deux cas, la morphologie larvaire et nymphale doit être tellement modifiée par des caractères adaptatifs secondaires, qu'elle ne saurait fournir des indications valables pour les recherches phylétiques. Dans ce but, c'est plutôt la forme imaginaire,

moins influencée par les facteurs écologiques, qu'il convient d'envisager.

Or, on a déjà vu (p. 29), que EDWARDS et GOETGHEBUER aboutissent, quoique par des voies différentes, à ranger l'imago de *Symbiocladius rhithrogenae* auprès des *Orthocladius s. str.* C'est là, le seul fait positif que l'on peut retenir pour l'instant sur les affinités de *Symbiocladius*. Logiquement, l'origine de ce Chironomide parasite est à rechercher parmi les *Orthocladinae* rhéophiles. Dans ce groupe, relativement au nombre de formes adultes, peu de métamorphoses sont connues, pour qu'on les puisse judicieusement comparer avec les stades larvaire et nymphal de *Symbiocladius*. Néanmoins, des rapprochements pourraient être faits dès maintenant entre ce dernier et les représentants du groupe *thienemanni* (POTTHAST 1915, p. 261; GOETGHEBUER 1932, p. 94), qui habitent les eaux courantes et se distinguent par la simplicité des extrémités larvaires et de la phanérotaxie nymphale. La connaissance des larves primaires de différents *Orthocladinae*, aidera peut-être aussi à fixer les affinités de *Symbiocladius*. Ce n'est pas exclu non plus, que *Symbiocladius* demeure pour toujours une forme isolée à l'intérieur des *Orthocladinae*; ceci en raison de la haute ancienneté de ce cas de parasitisme, découlant non seulement de sa vaste dispersion géographique (p. 29), mais aussi de la nature très particulière de ses rapports biologiques avec l'hôte, dont il sera question dans ce qui suit.

CHAPITRE III

RAPPORTS ÉTHOLOGIQUES DE L'ECTOPARASITE AVEC SON HÔTE

§ 1. — Description systématique des hôtes

J'indique brièvement ci-dessous les principaux caractères imaginaires et nymphaux servant à la reconnaissance des différentes espèces d'Éphémères, susceptibles d'être parasitées par *Symbiocladius rhithrogenae*, tant en Roumanie (affluents de la Prahova, aux environs de Sinaïa), qu'en France (la Cumane, près de Saint-Vérand, Isère). Une détermination spécifique exacte des Éphémères n'étant guère possible en l'absence de la forme imaginaire, j'ai toujours eu soin d'obtenir en élevage des imagos mâles et femelles à partir des nymphes recueillies dans les divers cours d'eau, infestés par le Chironomide ectoparasite. Je connais à ce dernier deux hôtes principaux, *Rhithrogena semicolorata* et *Heptagenia lateralis*, ainsi qu'un troisième hôte accessoire, *Ecdyonurus fluminum*.

I. — *Rhithrogena semicolorata* (Curtis 1834)

a) IMAGO. — Ni les exemplaires de Roumanie, ni ceux de France n'appartiennent à la forme typique de l'espèce. Les échantillons roumains semblent se rattacher à la variété 2 d'EATON (1888, p. 257), originaire de Carinthie et caractérisée par le fait que chez le mâle, les ailes antérieures sont entièrement d'un brun-rouille sombre. La coloration est quand même plus intense dans la moitié basale que dans la moitié apicale de l'aile; ptérostigma très marqué; champ costal à nervures transversales simples. Les femelles ont les ailes beaucoup plus pâles. Spécimens généralement plus robustes que ceux de France. Mâles, longueurs en mm. : corps, 9,5-10; ailes, 11-12; cerques, 25-31. Femelles, longueurs en mm. : corps, 9,5-10; ailes, 12,5-13; cerques, 19-21.

Les exemplaires français correspondent à la variété *grisoculata*, découverte par Bogoëscu (1933, p. 70, fig. 2) dans les Carpathes orientales de Roumanie. Trait distinctif : dans les deux sexes, les yeux composés présentent du côté externe deux bandes noires parallèles, la première juste à la base, la seconde un peu plus haut. En outre, mâles et femelles ont les ailes antérieures brunâtres dans la moitié proximale, incolores dans la moitié distale; on note une tendance à l'anastomose des nervures transversales du champ costal. Mâles, longueurs en mm. : corps, 9; ailes, 9-9,5; cerques, 23-25. Femelles, longueurs en mm. : corps, 9; ailes, 10; cerques, 16-17.

Les imagos des deux provenances ont les pénis, gonopodes et pattes conformes aux figures des auteurs (EATON 1888, pl. XXIII, fig. 43, pl. XXIV, fig. 43; KLA-PALEK 1909, fig. 34; ULMER 1929, fig. 131-133; SCHOENEMUND 1930 b, fig. 40). Remarques : la dent latérale de chaque pénis est nettement tournée du côté dorsal; les titillateurs en languette qui flanquent les pénis vers l'extérieur, ont l'extrémité denticulée (PALMEN 1884, pl. II, fig. 30; EATON, p. 257).

b) NYMPHE (pl. V, fig. 32). — Les caractères spécifiques les plus saillants des nymphes de *Rh. semicolorata* sont les suivants : présence d'une tache brune, auréolée de clair, au milieu de la face dorsale des fémurs aplatis; absence de longues soies dans la portion moyenne du cerque médian (SCHOENEMUND 1930 b, p. 82). D'après SAMAL (1925, pl. I, fig. 4, 5), le labrum et l'hypopharynx auraient une conformation différente de celle des pièces correspondantes de *Rh. aurantiaca*.

Chez ces nymphes essentiellement torrenticoles, les trachéobranchies réniformes et foliacées de la 1^{re} paire, aux bords festonnés, se touchent ventralement entre elles par leurs parties antérieures, les paires 2 à 7 sont beaucoup plus petites, ovalaires et simples; chaque lamelle porte en dessus une touffe de filaments; l'ensemble des branchies trachéennes, peu mobiles, imbriquées d'avant en arrière, forme avec la face ventrale du corps une large surface adhésive. Le bord postérieur des fémurs est muni de soies courtes et rigides.

Sur le vivant, les nymphes avant le dernier stade, présentent une face ventrale transparente et une face dorsale pigmentée en gris-verdâtre. A travers la paroi ventrale, la chaîne ganglionnaire apparaît incolore. Sur la face dorsale, les yeux composés et les trois ocelles tranchent en noir; en profondeur, l'intestin brun-noirâtre s'aperçoit depuis la tête jusqu'au 5^e segment abdominal. Le tégument dorsal renferme un pigment brun-rouille, réparti comme suit chez les nymphes de Roumanie : bord

antérieur de la tête, aire interocellaire; bords latéraux du méso- et métathorax, flancs des tergites abdominaux 1 à 9; base des pattes, face supérieure et bord postérieur des fémurs, articulations, griffes; bord interne des trachéobranchies.

Taille en mm. des nymphes roumaines au dernier stade : mâles 7,5 à 11, moyenne 9,3; femelles, 8 à 11,5 moyenne 9,8. Pour la morphologie externe de la nymphe de *Rh. semicolorata*, je renvoie aux auteurs suivants : EATON 1888, p. 251, pl. LIV, fig. 3-4; STEINMANN 1907, p. 75, fig. 1-4; LESTAGE 1916, p. 271, fig. 12; SAMAL 1925, pl. I; SCHOENEMUND 1930 b, p. 82, fig. 138-139.

II. — *Heptagenia lateralis* (Curtis 1834)

a) IMAGO. — Espèce considérée comme un *Ecdyonurus* jusqu'en 1930, date à laquelle SCHOENEMUND (a, p. 48; b, p. 28) la rangea définitivement dans le genre *Heptagenia*, à cause de ses pénis ovoïdes, étroits et très rapprochés entre eux. Mes échantillons, tant roumaines que françaises, offrent des pénis et des gonopodes de la même forme, superposables aux figures des auteurs (KLAPALEK 1909, fig. 40; ULMER 1929, fig. 114; SCHOENEMUND 1930 b, fig. 38). Une paire de taches brun sombre surmontées de clair, se trouve sur les côtés des tergites abdominaux 2 à 7, tout près de leur bord postérieur. Entre les exemplaires roumaines et françaises, on note les différences suivantes, propres à ces dernières : nervures transversales du champ costal, au lieu d'être simples, s'anastomosent le long de la costale; bord caudal du 9^e sternite abdominal, formant deux processus très saillants, et non pas émoussés, entre les gonopodes. Imagos de Roumanie, longueurs en mm. : mâles, corps 7,5-8, ailes 8-9, cerques 15-18; femelles, corps 6,5-10,5, ailes 8-11, cerques 10-18. Imagos de France, longueurs en mm. : mâles, corps 9-9,5, ailes 9, cerques 18-21; femelles, corps 9-10, ailes 10-10,5, cerques 14-16.

b) NYMPHE (pl. V, fig. 31). — En opposition avec les nymphes d'*Ecdyonurus*, celles d'*Heptagenia* possèdent un pronotum simple, dont les bords latéraux faiblement convexes, continuent directement ceux du mésonotum. Ce caractère générique relevé par SCHOENEMUND (1930 a, b, p. 77) s'applique parfaitement aux nymphes d'*H. lateralis*. Celles-ci ont sept paires de trachéobranchies subgales ovales, battant rapidement l'eau, sauf la 7^e paire, qui est immobile. Les trachéobranchies de la 1^{re} paire sont dressées verticalement, la pointe vers le haut, alors que les suivantes sont couchées latéralement, la tranche vers le haut, l'extrémité en arrière. A l'aisselle des six 1^{res} paires, s'insère une houppe de filaments, beaucoup plus courts que la lamelle correspondante. Les fémurs sont frangés de soies longues et fines sur leur bord postérieur; une frange de soies plus courtes existe sur le bord tibial externe des deux dernières paires de pattes. Selon SCHOENEMUND (1930 b, p. 81), les quatre taches foncées oblongues, bordant la face supérieure des fémurs, sont caractéristiques pour l'espèce.

Chez les nymphes de Roumanie, toute la chaîne ganglionnaire ventrale se dessine par transparence grâce à son pigment brun, tandis que chez les nymphes de France, seul le dernier ganglion abdominal est pigmenté¹. Avant le dernier stade nymphal, les exemplaires roumaines ont des yeux composés d'un gris-verdâtre, à peu près de la

1. Au second cas, se rattache également l'imago ♀ décrite par EATON (1888, p. 295).

même teinte que toute la face dorsale du corps; celle-ci est assez opaque, de sorte que l'intestin brunâtre se devine à peine en dessous. Au binoculaire, la coloration dorsale apparaît très compliquée, le fond général olivâtre étant abondamment moucheté de brun-rouille, de plusieurs nuances de jaune et de blanc crayeux. Sur les segments abdominaux, il est à retenir : une paire de taches rouille, placées latéralement, au-dessus de l'insertion des trachéobranches; une tache jaunâtre, en forme de V, occupant le milieu des tergites 4 à 6 et 8 à 9, qui de ce fait tranchent en clair sur le reste de l'abdomen.

Taille en mm. des nymphes au dernier stade, récoltées en Roumanie : mâles, 6,5 à 9, moyenne 7,6; femelles, 7 à 10, moyenne 8,7. Références pour la morphologie nymphale : KOMÁREK (1920, p. 59, fig. 5), SCHOENEMUND (1930 b, fig. 137).

III. — *Ecdyonurus fluminum* (Pictet 1843-45)

a) IMAGO. — Contrairement à *Heptagenia*, les imagos du genre *Ecdyonurus* présentent des pénis, dont les extrémités distales élargies en dehors, figurent de chaque côté une massue coudée (CLEMENS 1913, p. 249; SCHOENEMUND 1930 a, b, p. 20). Parmi les espèces européennes, *E. fluminum* est celle qui a les pénis les plus atténués distalement (voir SCHOENEMUND 1930 b, fig. 25), donc les plus ressemblants aux organes copulateurs d'*Heptagenia*. Autres caractères spécifiques importants : présence de deux processus sur le bord caudal du 9^e sternite, entre les gonopodes; chez le mâle, 1^{er} article tarsien environ égal à la moitié du 2^e et légèrement plus long que le 5^e (ULMER 1929, p. 32); anastomoses des nervures transversales du ptérostigma, décrivant deux rangées de cellules (SCHOENEMUND 1930 b, fig. 26); face latérale externe des yeux composés avec une ligne claire transversale dans les deux sexes (EATON 1888, p. 290). Longueurs en mm. des deux imagos roumains, les seuls que je possède : mâle, corps 12, ailes 12,5, cerques 37; femelle, corps 13, ailes 15, cerques 26.

b) NYMPHE (pl. IV, fig. 27). — A la différence d'*Heptagenia*, le genre *Ecdyonurus* comprend des nymphes au pronotum développé sur les côtés en deux larges expansions discoïdes se prolongeant en arrière par deux angles, qui encadrent le début du mésonotum (SCHOENEMUND 1930 a, b). En outre, les nymphes d'*Ecdyonurus* se reconnaissent à leurs fémurs très élargis et à leurs trachéobranches oblongues. Chez *E. fluminum*, la répartition des taches colorées sur la face dorsale des fémurs et de l'abdomen, rappelle étroitement celle des nymphes d'*H. lateralis*, auxquelles les *Ecdyonurus* parasités peuvent vivre entremêlés. La morphologie nymphale des échantillons roumains, s'écarte un peu des descriptions des auteurs (EATON 1888, pl. LXII, fig. 1, 4-23; LESTAGE 1916, p. 293, fig. 17; SCHOENEMUND 1930 b, p. 84, fig. 143). Cependant, les caractères imaginaires ne laissent pas de doute sur l'identité spécifique de cet *Ecdyonurus*. Taille au dernier stade nymphal : mâles, 10 mm.; femelles 12,5-13 mm.

IV. — DISCUSSION

J'ai constaté la présence de *Symbiocladius rhithrogenae* sur les nymphes rhéophiles plates de trois espèces d'Éphémères appartenant à autant de

genres distincts de la famille d'*Ecdyonuridae*, Klapalek. D'après la fréquence de l'ectoparasite (p. 76), on doit regarder *Rhithrogena semicolorata* et *Heptagenia lateralis* comme des hôtes habituels, par contre, *Ecdyonurus fluminum* comme un hôte purement accidentel. Dans les deux espèces d'hôtes habituels, c'est sur des variétés différentes que l'on rencontre le Chironomide en Roumanie et en France.

Quels renseignements fournissent les auteurs sur l'identité des Éphémères hôtes de *Symbiocladius*?

Rh. semicolorata est notée en Tchécoslovaquie (ZAVREL 1924) et en France (DORIER 1926); j'ai pu vérifier, moi-même, la détermination de DORIER. L'Éphémère porteuse d'un Chironomide, trouvée dans les Hautes-Vosges et considérée par HUBAULT (1927, p. 162, fig. 34) comme une *Rhithrogena aurantiaca* Burm., n'est en réalité qu'une nymphe mâle de *Rh. semicolorata*, ainsi que j'ai pu m'assurer d'après l'échantillon même, que l'auteur a eu l'obligeance de me communiquer. L'hôte de *Symbiocladius equitans* de l'Amérique du Nord, fut reconnu par J.-G. NEEDHAM (cf. CLAASSEN 1922, p. 396) comme une nouvelle espèce de *Rhithrogena*; on remarque (pl. XLII, fig. 3, 4) que celle-ci porte des taches fémorales foncées, tout comme les nymphes européennes de *Rh. semicolorata*.

Des *Heptagenia lateralis* hébergeant des Chironomides ectoparasites, furent déterminées avec certitude par SCHOENEMUND (1930 b, p. 81), en Allemagne. ZAVREL (1924) désigne l'hôte de son *S. (Phaenocladius) microcephalus* (dont j'ai fait valoir la synonymie avec *S. rhithrogenae*), comme étant *Ecdyurus fluminum*. Vu la sporadicité du Chironomide sur de véritables *Ecdyonurus* en Roumanie, vu la confusion qui régnait avant SCHOENEMUND (1930) sur la délimitation de ce genre vis-à-vis d'*Heptagenia*¹, je doute de la bonne détermination de ce second hôte en Tchécoslovaquie, étant plus probable que ZAVREL ait eu affaire à *Heptagenia lateralis*. Dans ce sens, plaide le développement des fourreaux alaires², représentés sur les croquis (fig. 17, 18) de l'auteur. Il est dommage que ZAVREL n'ait pas figuré l'hôte en entier, y compris le pronotum, ce qui aurait permis de trancher la question. L'*Ecdyurus* de provenance inconnue, porteur d'un *Symbiocladius* signalé par DORIER (1926 b), en France, doit vraisemblablement être rapporté à *H. lateralis*, car j'ai,

1. J'ai moi-même signalé sous le nom d'*Ecdyurus* les premières *Heptagenia lateralis* porteuses de *Symbiocladius*, trouvées en Roumanie (CODREANU 1927 a).

2. *Symbiocladius* se métamorphose dans le cas de vrais *Ecdyonurus*, sur des nymphes plus jeunes que dans le cas d'*Heptagenia* ou de *Rhithrogena* (voir p. 236); corrélativement, le premier hôte offre des fourreaux alaires beaucoup moins développés que les deux derniers (comparer fig. 25, 26 et 27, pl. IV).

moi-même, identifié les nymphes parasitées de cette dernière espèce à côté de celles de *Rhithrogena* dans la Cumane (Isère). Enfin, le de sin d'UÉNO MASUZO (1930, fig. 2) montre nettement que l'hôte du *Symbiocladius* qu'il a découvert au Japon, n'est d'après la forme du pronotum, qu'une nymphe d'*Heptagenia*, et non pas d'*Ecdyonurus*, comme cet auteur l'a écrit.

La présence, d'ailleurs accidentelle, de *Symbiocladius* sur de véritables *Ecdyonurus* n'est formellement établie, outre la Roumanie, qu'en France, grâce à une observation inédite du professeur DESPAX de Toulouse, qui a voulu bien me confier son unique échantillon. Il s'agit d'une nymphe ♀ longue de 8,5 mm. d'*Ecdyonurus* d'espèce indéterminée, portant une nymphe ♀ de *S. rhithrogenae*. Cet *Ecdyonurus* fut pris en 1927, en compagnie de nombreuses *Heptagenia* indemnes, dans la Garonne, sur des graviers en amont de la Cavaletade, à Toulouse.

En résumé, les nymphes de *Rh. semicolorata* et d'*H. lateralis* apparaissent comme les hôtes principaux de *Symbiocladius*, non seulement en Roumanie et en France, mais aussi partout ailleurs, où ce parasite a été trouvé en Europe. Dans le reste du domaine holarctique (Japon, Amérique du Nord), c'est sur des représentants de ces deux mêmes genres d'Éphémères, que le Chironomide vit en parasite.

§ 2. — Fréquence de l'ectoparasite

Je ne vais considérer ici que la fréquence de *Symbiocladius* sur ses deux hôtes habituels, *Rh. semicolorata* et *H. lateralis*. Les nymphes d'*E. fluminum*, tout en étant assez abondantes aux endroits plus calmes des torrents infestés, ne se rencontrent à l'état parasité que d'une manière absolument sporadique, qui n'est pas susceptible d'une étude statistique. En effet, au cours de dix ans de prospections torrenticoles dans les environs de Sinaia, deux fois seulement j'ai recueilli des *Ecdyonurus* porteurs de Chironomides parasites : 1° le 17-IX-1930, un seul individu, provenant de Valea Cerbului; 2° du 24-IX au 17-X-1932, neuf exemplaires, pris dans Valea Rea, où ils étaient mêlés à une population fortement parasitée d'*H. lateralis*.

En Roumanie, de par leur nombre, les nymphes d'*Heptagenia* et de *Rhithrogena* représentent les dominantes de la faune des torrents explorés, mais elles y sont réparties dans des facies différents : les premières pullulent près de l'embouchure, où les eaux se ramifient dans une vallée

large et découverte, alors que les secondes prédominent dans le cours moyen, à débit abondant, dans un lit à marches, étroit et ombragé. Entre les deux facies, la différence d'altitude va de 800 jusqu'à plus de 1.000 mètres, et la température de l'eau subit une diminution de quelques degrés. Il en résulte, que les nymphes de *Rhithrogena* sont plus étroitement rhéophiles que celles d'*Heptagenia*.

Dans la région de Sinaia, le Chironomide parasite n'infeste pas les deux espèces d'Éphémères dans tous les affluents de la Prahova, où celles-ci existent; ainsi, sur le versant Est, il abonde dans la Tufa et ne se trouve pratiquement pas dans la Sipa, quoique ces deux torrents sont également riches en *Rhithrogena* et leurs embouchures à peine distantes de 800 mètres.

Je donne ci-après (tabl. VIII) le pourcentage des nymphes pourvues de *Symbiocladius*, dans une série de lots de *Rhithrogena*, récoltées à différentes époques dans deux cours d'eau particulièrement infestés, Tufa et Valea Baiului.

TABLEAU VIII. — Fréquence de *S. rhithrogenae* sur les nymphes de *Rh. semicolorata* de deux torrents de Roumanie.

N ^{os}	DATE DE LA RÉCOLTE	TORRENT D'ORIGINE	NOMBRE DES <i>Rhithrogena</i>			POUR- CENTAGE DES <i>Rhi- throgena</i> PARASITÉES	PHASES DU DÉVELOPPEMENT ET CYCLE SAISONNIER DE L'ECTOPARASITE
			TOTAL	SANS <i>Symb.</i>	AVEC <i>Symb.</i>		
1	25-27 II 1926	Tufa	162	102	60	37 %	Larves I et II du cycle hivernant.
2	21-22 V 1926	»	140	101	39	28 %	Fin du cycle hivernant : larves IV et nymphes.
3	28 VII 1926	»	88	50	38	43 %	Fin du premier cycle d'été (<i>Rh.</i> au sac vide) et début du deuxième (larves jeunes).
4	9 IX 1926	»	71	26	45	63 %	Fin du deuxième cycle d'été : larves IV, nymphes, <i>Rh.</i> au sac vide.
5	5 VIII 1928	»	78	36	42	54 %	Larves I-III du deuxième cycle d'été.
6	27 VIII 1928	»	221	127	94	43 %	Majorité larves IV du deuxième cycle d'été.
7	15 IX 1928	»	117	42	75	64 %	Fin du deuxième cycle d'été : larves mûres, nymphes, <i>Rh.</i> au sac vide.
8	25 V 1932	Valea Baiului.	328	218	110	33 %	Prédominance larves IV du cycle hivernant.
9	2 X 1935	»	116	74	42	36 %	Prédominance larves I et II du cycle hivernant de l'année suivante.

Pour la Tufa, les oscillations de la fréquence de l'ectoparasite sont indiquées en rapport avec les générations successives d'une même année

(N^{os} 1-4) et au cours des différentes phases du second cycle d'été d'une autre année (N^{os} 5-7). Les *Rhithrogena* parasitées s'observent dans une proportion qui varie de 28 à 64 p. 100, cette dernière étant réalisée au début de l'automne, quand la plupart de leurs congénères indemnes quittent le torrent en éclosant. La station de Valea Baiului, située à une dizaine de kilomètres au nord de la première, offre à peu près un tiers de sa population de *Rhithrogena* atteinte par le Chironomide, à la fin et au début du cycle hivernant, dans deux années différentes (N^{os} 8-9).

Le tableau IX montre le pourcentage d'*Heptagenia* porteuses de *Symbiocladius*, noté à l'occasion de trois récoltes faites dans la région inférieure de Valea Rea, torrent du versant Est, débouchant dans la Prahova à 1,5 km. en aval de la Tufa. C'est une station fortement infestée, qui m'a fourni la plupart des matériaux de recherche. Pendant la belle saison, du fait de la succession rapide de plusieurs générations parasites qui se recouvrent partiellement, on trouve un pourcentage plus élevé qu'à l'issue du cycle hivernant, dont l'évolution est lente et plus synchrone.

TABLEAU IX. — Fréquence de *S. rhithrogenae* sur les nymphes d'*Heptagenia lateralis* de Valea Rea (Roumanie).

N ^{os}	DATE DE LA RÉCOLTE	NOMBRE DES <i>Heptagenia</i>			POUR- CENTAGE DES <i>Heptagenia</i> PARASITÉES	PHASES DU DÉVELOPPEMENT ET CYCLE SAISONNIER DE L'ECTOPARASITE
		TOTAL	SANS <i>Symbiocl.</i>	AVEC <i>Symbiocl.</i>		
1	23 VI 1932	66	54	12	18 %	Larves I-III du cycle hivernant.
2	8 VIII 1929	42	13	29	69 %	Larves II-IV du premier cycle d'été.
3	5-6 XI 1931	278	136	142	51 %	Fin du dernier cycle d'automne (larves IV, nymphes, <i>H.</i> au sac vide); début cycle hivernant de l'année suivante (larves I-II).

En France, la Cumane, en amont de Saint-Vérand (Isère), est une vallée étroite, ombragée, qui malgré la faible altitude (300 m.), renferme quantité de *Rhithrogena* et très peu d'*Heptagenia*. Voici la fréquence de *Symbiocladius*, constatée à deux reprises :

1^o Le 24-VII-1934, sur 192 nymphes de *Rhithrogena* capturées, 53 sont parasitées, soit 28 p. 100; en majorité, larves aux stades I-IV du cycle d'été du Chironomide.

2^o Le 9-VIII-1934, sur 401 nymphes de *Rhithrogena* capturées, 140 sont parasitées, soit 35 p. 100; en majorité, larves IV, nymphes,

hôtes au sac vide, marquant la fin du cycle précédent du Chironomide.

Enfin, sur 7 nymphes d'*Heptagenia*, recueillies les deux fois, 4 étaient indemnes et 3 parasitées.

Je rappelle qu'à la même station, DORIER note le 6 et le 20-V-1926, une proportion respectivement de 60 p. 100 et 55 p. 100 de *Rhithrogena* parasitées. Pour *S. equitans* de l'Amérique du Nord, CLAASSEN indique, pendant l'été 1921, une fréquence de 90 p. 100 sur 300 nymphes observées.

En conclusion, *S. rhithrogenae* est un ectoparasite polyphage, ayant pour hôtes des Éphémères vastement dispersées dans les eaux courantes, dont elles représentent les dominantes de faune. Malgré sa répartition discontinue, le Chironomide parasite se rencontre en abondance, pouvant communément atteindre un tiers jusqu'à plus de la moitié d'une population d'hôtes. Dans une même station, le pourcentage de l'infection varie avec la succession saisonnière des générations.

§ 3. — Prise de possession de l'hôte

La femelle ovigère de *Symbiocladius* n'intervient aucunement dans la contamination de l'hôte, son rôle étant borné à l'émission de la ponte dans le milieu aquatique, où vont éclore les larves au 1^{er} stade. Ce sont ces dernières qui vont infester d'une manière active les nymphes d'Éphémères, abritées sous les galets immergés du lit des torrents. L'acte de la contamination offre deux moments essentiels : d'abord il s'agit d'atteindre l'hôte, ensuite d'aboutir jusqu'à l'emplacement définitif, sous les fourreaux alaires.

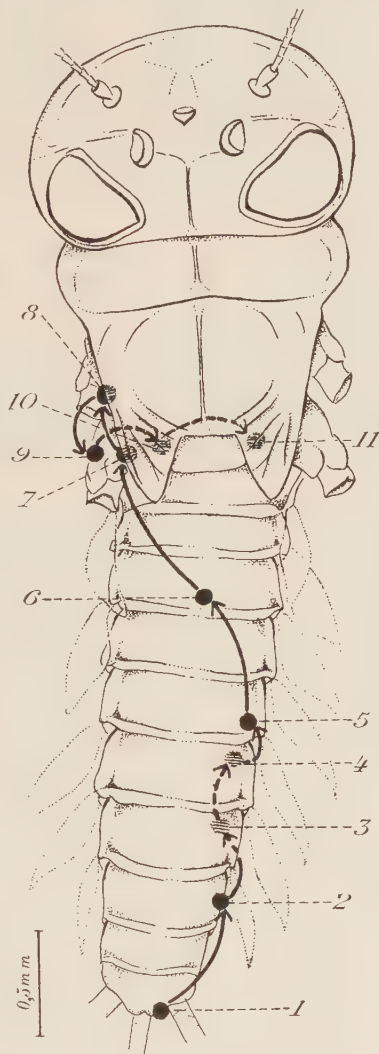


FIG. XI. L'itinéraire d'une larve infestante de *Symbiodiellus rhithrogenae* sur une nymphe d'*Heptagenia lateralis*, pour atteindre le siège définitif sous les fourreaux alaires; schéma ($\times 2t$); 1-11, positions successives correspondant au protocole p. 20; ronds pleins : positions dorsales; ronds hachurés : position ventrales ou recouvertes par les fourreaux alaires.

de celui-ci. N'ayant pas obtenu la ponte fécondée de *Symbiocladius*, je n'ai pas disposé d'éclosions en masse, pour réaliser la contamination expérimentale et analyser les conditions de la recherche de l'hôte. En revanche, en triant les récoltes, j'ai pu repérer des Éphémères auxquelles les larves infestantes venaient à peine de s'agripper, et suivre ainsi le comportement de ces dernières jusqu'à leur installation à demeure. Voici mes observations, faites à Sinaïa, sur les circonstances de la prise de possession de l'hôte.

I. — PÉRÉGRINATIONS SUR L'HÔTE

Suivons d'après le schéma de la page 79 (fig. XI), l'itinéraire d'une larve infestante de *Symbiocladius*, sur une nymphe ♂ d'*Heptagenia lateralis*, longue de 4,5 mm., aux fourreaux alaires couvrant le 1^{er} segment abdominal, mise en observation le 6-IX-1933 au soir.

- 6-IX, 19 h. 45'. — La larvule du Chironomide est sur le 10^e tergite abdominal de l'Éphémère, avec son extrémité postérieure attachée entre les bases des cerques moyen et droit de cette dernière (1).
- 22 h. 5'. — Elle a avancé, se trouvant sur le côté droit du 8^e segment abdominal de l'hôte (2).
- 7-IX, 8 h. — Elle est passée ventralement, sous le 7^e sternite abdominal de l'*Heptagenia* (3).
- 12 h. — Elle s'est déplacée sur la face ventrale, jusqu'à la limite antérieure du 6^e segment abdominal de l'Éphémère (4).
- 12 h. 10'. — Elle revient soudainement du côté dorsal, sur le 5^e tergite abdominal, fixant son extrémité postérieure à l'insertion de la trachéobranchie droite correspondante de l'hôte (5).
- 15 h. — Elle se trouve à peu près au même niveau, appliquant sa tête contre la membrane articulaire des tergites abdominaux 4 et 5 de l'Éphémère.
- 22 h. 12'. — Elle occupe le milieu du 3^e tergite abdominal de l'*Heptagenia* (6).
- 8-IX, 7 h. 30'. — La larve infestante est arrivée sur le côté gauche de l'hôte, le long duquel elle a poursuivi son avance, atteignant avec sa tête la base de la 2^e patte, cependant que son extrémité postérieure est sous la ptérothèque (7).
- 14 h. 30'. — Même position.
- 22 h. 15'. — Toujours sur le côté gauche du thorax, la larvule de *Symbiocladius* se retourne vers l'arrière cherchant à s'insinuer sous la ptérothèque de l'Éphémère (8).
- 9-IX, 22 h. 15'. — Même position.

- 10-IX, 9 h. — L'extrémité postérieure fixée à la base de la 3^e patte gauche, la larvule tantôt introduit sa tête sous la ptérothèque de l'hôte, tantôt elle la retire (9).
- 16 h. — Même jeu.
- 11-IX, 9 h. 30'. — L'*Heptagenia* a mué pendant la nuit; la larvule du Chironomide, loin d'être rejetée, s'est complètement dissimulée sous la ptérothèque gauche (10).
- 13-IX, 18 h. 15'. — L'ectoparasite est installé dans son étui soyeux, sous les fourreaux alaires de l'hôte.

Dans ce cas, la larve infestante, partie de l'extrémité postérieure de l'Éphémère, eut à accomplir sur le corps de celle-ci, un des plus longs trajets pour atteindre son siège définitif, sous les ébauches alaires mésothoraciques. Jusqu'à ce niveau, elle a cheminé en tâtonnant; ensuite elle a assez longtemps stationné en bordure de la ptérothèque; ce n'est qu'après une mue de l'hôte, qu'elle s'est définitivement établie, en s'enveloppant dans un étui de sécrétion.

Chez d'autres nymphes d'*Heptagenia* ou de *Rhithrogena*, j'ai surpris la larvule de *Symbiocladius* aux endroits les plus divers de leur corps, tels : la base du labium, la face ventrale thoracique, la membrane articulaire de la tête et du pronotum, l'articulation de ce dernier avec le mésonotum, l'insertion des pattes, les fémurs, les trachéobranches, la partie proximale des cerques. Quel que soit le point d'abordage de l'hôte, après un parcours irrégulier sur son corps, la larve infestante aboutit invariablement à la zone mésothoracique sous-alaire. Assez souvent, une mue intercurrente de l'Éphémère favorise l'installation du Chironomide.

La larve infestante, longue d'environ 0,5 mm., présente une tête d'un brun sombre, qui paraît très grande relativement au reste du corps, incurvé et transparent. Très agile, elle progresse en s'aidant alternativement de ses fausses pattes antérieures et postérieures. Par moment, une goutte de sécrétion salivaire fait coller son extrémité caudale au tégument de l'hôte, tandis que sa tête explore à droite et à gauche. On la trouve également, la tête butée contre la mince membrane articulaire des segments, des trachéobranches ou des pattes.

II. — LARVES INFESTANTES SURNUMÉRAIRES

Au commencement de chaque génération parasitaire, il n'est pas rare de rencontrer deux larves de *Symbiocladius* au I^{er} stade sur la même Éphémère. Les exemples suivants concernent des nymphes

de *Rhithrogena* observées à Sinaïa, le 30-VII-1933 et le 2-X-1935 :

1° ♀, taille 5 mm., ptérothèque couvrant le métathorax; un des parasites en place sous la ptérothèque, l'autre à proximité, sur le côté droit du thorax;

2° ♀, 7 mm., ptérothèque couvrant le 1^{er} tergite abdominal; les deux parasites répartis comme ci-dessus;

3° ♂, 4,5 mm., ptérothèque couvrant le métathorax; le second parasite sur la coxa de la 2^e patte gauche;

4° hôte pareil au précédent; parasite surnuméraire à l'insertion de la 4^e trachéobranche droite;

5° ♀, 7,5 mm., ptérothèque couvrant le métathorax; le second parasite sur la touffe de filaments de la 5^e trachéobranche droite.

Dans les cas énumérés, une des larves infestantes est parvenue à s'installer la première sous les fourreaux alaires, reléguant l'autre à un endroit plus ou moins éloigné de la zone d'élection. La larvule surnuméraire erre librement ou se fixe dans un minuscule étui. Elle finit généralement par quitter l'hôte d'elle-même, par être éliminée à l'occasion d'une mue de l'Éphémère, ou par mourir sur place.

J'ai noté parfois les cadavres de deux larvules surnuméraires dans l'entourage du parasite principal, qui seul était vivant. Voici deux observations faites le 2-XI-1933, sur des nymphes de *Rhithrogena* :

1° ♀, taille 7,5 mm., ptérothèque couvrant le 2^e tergite abdominal; elle porte, outre une larve de *Symbiocladius* au premier stade *in situ*, deux larvules mortes, dont une entre les deux dernières coxas gauches et l'autre attachée à la touffe dorsale de la 1^{re} trachéobranche gauche;

2° hôte identique au précédent, hébergeant sous la ptérothèque un parasite vivant au 1^{er} stade, flanqué de deux larvules à l'état de cadavres.

Quand les larvules surnuméraires meurent loin de la zone nourricière, on peut penser que c'est à cause d'inanition; quand elles se trouvent avec la survivante sous les fourreaux alaires, une attaque de la part de cette dernière est plus vraisemblable.

III. — Y A-T-IL LUTTE ENTRE CONCURRENTS ?

D'autre part, une larvule surnuméraire peut se substituer à un premier parasite, mort inopinément au début de son évolution. Par deux fois, j'ai constaté des faits de cet ordre sur des nymphes d'*Heptagenia*, mises en élevage à Sinaïa, le 20-VI et le 5-VII-1932 :

1° ♀, 5,5 mm., ptérothèque couvrant le 1^{er} tergite abdominal; après avoir mué le 27-VI, l'Éphémère présente sous ses fourreaux alaires un Chironomide à la fin du

1^{er} stade larvaire et, entre la 2^e et 3^e trachéobranches gauches, une larvule surnuméraire. Le lendemain, je découvre la mort du parasite plus âgé, partiellement rejeté hors de la ptérothèque, par la larvule qui lui a pris la place. En remettant le cadavre sous la ptérothèque, le jour suivant je le trouve adhérent extérieurement à l'étui sécrété par le nouvel occupant. Ce dernier s'est complètement développé jusqu'à l'état d'imago. (Voir *H. lateralis*, n° 6, p. 125.)

2^o ♂, 5 mm., ptérothèque couvrant le début du 2^e segment abdominal; outre une larve de *Symbiocladius* à la veille de sa première mue à l'emplacement normal, l'hôte porte une larvule surnuméraire dans un petit étui fixé entre les deux premières trachéobranches gauches. En muant le 7-VII, le parasite principal passe dans son II^e stade larvaire. Le jour suivant, je le trouve à l'état de cadavre, déplacé en bordure gauche de la ptérothèque, par la larvule surnuméraire, qui venait ainsi de s'emparer de l'Éphémère. Le nouveau parasite a normalement accompli tout son développement. (Voir *H. lateralis*, n° 5, p. 124.)

Dans les deux cas, la mort du parasite le plus ancien coïncide et avec sa première mue larvaire, et avec la présence d'une larvule surnuméraire. En l'absence de cette dernière, je n'ai jamais noté d'accidents mortels à l'occasion des mues chez *Symbiocladius* (voir p. 99). D'autre part, on conçoit qu'au voisinage d'une mue, le Chironomide soit moins apte à se défendre contre les éventuelles attaques d'un concurrent. Tout en n'ayant pas décelé des traces de morsure sur le cadavre, l'agressivité de la larve parasite n'est pas à exclure, vu les blessures microscopiques qu'elle produit communément dans la zone nourricière de son hôte. Quel que soit le mode d'élimination dans une contamination multiple, il est à retenir qu'en fin de compte, un seul ectoparasite arrive à s'établir à demeure sous les fourreaux alaires de l'Éphémère.

PANTEL (1910, p. 163) a constaté la lutte pour la possession de l'hôte entre les larves au I^{er} stade de Cyclorrhaphes entomobies et il cite des observations analogues chez les Hyménoptères et les Coléoptères ectoparasites. H. et P. VOUKASSOVITCH (1931) relèvent des faits du même ordre chez les ectoparasites solitaires, exemple l'Ichneumonide *Pimpla pomorum* : les larves infestantes détruisent les œufs rencontrés sur l'hôte et s'entre-tuent par des morsures faiblement venimeuses.

IV. — PASSAGE D'UN HÔTE A L'AUTRE

Les *Symbiocladius* au I^{er} stade larvaire, même définitivement installés, conservent quelque temps leurs aptitudes infestantes, surtout quand ils se trouvent sur de jeunes Éphémères, où l'évolution au stade I est très ralentie (voir p. 129). Tout d'abord, contrairement aux larves

plus âgées, celles au 1^{er} stade sont très excitables : une légère pression exercée sur la ptérothèque avec une aiguille à dissection, suffit pour les faire précipitamment sortir de leurs étuis et commencer à arpenter le corps des hôtes. Ultérieurement, elles peuvent regagner la zone mésothoracique sous-alaire, ou bien quitter leurs Éphémères pour se fixer ailleurs.

En élevage, j'ai plusieurs fois observé le passage sur un nouvel hôte, d'une larve au stade I, provenant d'une Éphémère immobilisée par une mue défectueuse ou écrasée accidentellement. Ainsi, dans un même cristalliseur, il y avait à Sinaïa les deux nymphes suivantes : 1^o *Rh. semi-colorata*, ♀, 4,5 mm., ptérothèque couvrant le 1^{er} tergite abdominal, avec en dessous un parasite au 1^{er} stade larvaire, récoltée le 2-VI-1933; 2^o *H. lateralis*, ♀, 3 mm., ptérothèque ne couvrant qu'en partie le 1^{er} segment abdominal, recueillie le 6-VI et rigoureusement indemne. Le 16-VI, la *Rhithrogena*, morte dans une mue inachevée, ne présente plus son Chironomide. En revanche, je retrouve ce dernier le 18-VI, sous les fourreaux alaires de l'*Heptagenia*, normalement muée un jour avant. Cette observation est d'un intérêt particulier, du fait que les deux Éphémères successivement infestées par la même larvule de *Symbiocladius*, étaient d'espèces différentes.

V. — CONDITIONS RELEVANT DE L'HÔTE

a) *Ephémères auparavant normales*. — Les nymphes-hôtes ne manifestent aucune réaction de défense contre leur contamination insidieuse par les larvules de *Symbiocladius*. Elles sont susceptibles d'être infestées dès l'apparition de leurs premières ébauches alaires, qui protègent la zone choisie par l'ectoparasite.

Les plus jeunes *Rhithrogena* parasitées auxquelles j'ai eu affaire (recueillies aux environs de Sinaïa, le 10 et le 30-IV ainsi que le 5-X-1933), mesuraient 2 à 2,5 mm. de long (cerques non compris); leur ptérothèque était à peine marquée et les trachéobranches des segments abdominaux 2-5 offraient chacune une paire de longs filaments bifides; enfin, les trachéobranches 5 et 6 se terminaient par une longue pointe. Chez les *Heptagenia*, la taille minimum des nymphes pourvues d'un *Symbiocladius* est de 2,5 mm., enregistrée dans un lot récolté le 16-VII-1932.

Au-dessus de la taille minimum de 2,5 mm., les deux espèces-hôtes peuvent être contaminées à n'importe quel âge par les larvules du Chironomide. Celles-ci se rencontrent même sur des Éphémères présentant

les signes d'une métamorphose toute proche. Mais dans ce dernier cas, la contamination ne réussit pas : les larves infestantes dépérissent ou abandonnent leurs hôtes.

Voici une observation faite le 3-IX-1933 à Sinaïa, indiquant l'affinité des larvules de *Symbiocladius* pour la plus jeune de deux Éphémères en présence.

Dans une coupelle de 4 cm. de diamètre de fond, deux nymphes d'*Heptagenia* sont mises ensemble : 1^o ♀, 7 mm., ptérothèque couvrant le 3^e tergite abdominal, portant une larve infestante entre les deux premières coxas gauches; 2^o ♂, 5,5 mm., ptérothèque couvrant le 2^e segment abdominal, avec une larvule parasite à l'articulation de la tête et du pronotum. Le lendemain, la nymphe plus grande subit une mue la conduisant dans son dernier stade nymphal, par suite de quoi elle perd son Chironomide. En revanche, le 7-IX, l'*Heptagenia* plus petite présente les deux *Symbiocladius*, dont l'un déjà parvenu sous les fourreaux alaires, l'autre agrippé au côté gauche du pronotum.

Quoique exposées à la contamination pendant toute la durée de leur vie nymphale, les Éphémères que l'on trouve récemment parasitées au triage des récoltes, sont pour la plupart des nymphes d'âge et de taille moyens. Par exemple, voici la fréquence en rapport avec les différentes tailles mesurées, de 62 *Heptagenia* porteuses d'un *Symbiocladius* au I^{er} stade ou au début de II^e :

Taille en mm.....	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8
Nombre d'exemplaires...	3	8	13	16	11	6	4	1

Du point de vue statistique (voir également pp. 36, 156), on peut donc conclure que ce sont les stades intermédiaires qui, dans une population de nymphes-hôtes, offrent les conditions optima au maintien du Chironomide ectoparasite.

b) *Ephémères pourvues d'un Symbiocladius avancé.* — A cause de l'échelonnement des cycles d'été, des Éphémères portant déjà un Chironomide assez évolué, peuvent être atteintes par les formes infestantes de la génération suivante. Exemple, la figure 19 (pl. III), représente une nymphe de *Rhithrogena* qui offre une larve âgée de *Symbiocladius* sous sa ptérothèque, en même temps qu'une larvule fixée sur la 2^e coxa droite. Généralement, quand le parasite principal a dépassé son II^e stade larvaire, il cesse d'être vulnérable aux attaques des larves surnuméraires, lesquelles finissent par se détacher.

J'ai parfois noté la présence d'une larve infestante à l'intérieur du sac nymphal vide, que les anciens hôtes continuent à porter après l'éclo-

sion du Chironomide adulte. C'est une contamination sans lendemain, car les Éphémères épuisées par leur premier parasite, lui survivent peu de jours. D'ailleurs, les larvules nouvellement arrivées n'y trouvant pas de nourriture, n'entrent pas en développement.

Non plus, je n'ai pas réussi à déterminer expérimentalement la fixation sous les fourreaux alaires d'une larve infestante, en remplacement d'un parasite au IV^e stade larvaire, venant d'être extrait. Voici le compte rendu des deux essais tentés à cet égard :

1^o Soit une nymphe ♀ d'*Heptagenia*, longue de 6 mm., portant sous sa ptérothèque une larve arquée de *Symbiocladius*, lui couvrant les 4 premiers tergites abdominaux. Le 8-VIII-1933, j'enlève ce parasite et j'introduis dans sa poche soyeuse restée sur l'Éphémère, une larve infestante, prélevée sur la 3^e coxa droite d'une *Heptagenia*, ♂, 3,5 mm., ptérothèque couvrant le 1^{er} tergite abdominal. Le 9-VIII : à 8 heures, la larvule de *Symbiocladius* est sur le fond de la coupelle; à 13 heures, elle a regagné l'hôte; à 22 heures, elle l'abandonne encore. Le 10-VIII, elle est de nouveau sur l'*Heptagenia*, entre les 2^e et 3^e trachéobranches droites. Ayant transporté l'Éphémère dans un grand cristalliseur, je ne retrouve plus sa larvule le lendemain.

2^o Soit une nymphe ♀ de *Rhithrogena*, d'une taille de 7,5 mm., qui présente à la fois une grosse larve parasite couvrant les 3 premiers tergites abdominaux et une larvule surnuméraire sur la 5^e trachéobranche droite. Le 30-IX, j'extrait le parasite principal de son enveloppe et j'observe les mouvements de la larvule, demeurée seule sur l'hôte. Le lendemain, celle-ci a avancé sur la 4^e trachéobranche droite et y est encore le surlendemain. Mais le 3-X, elle a reculé à sa première place, pour abandonner définitivement l'hôte un jour après.

c) *Éphémères avec Microsporidies dans l'hémocoele*. — Si la présence d'un *Symbiocladius* avancé exclut l'installation d'un second parasite de la même espèce, par contre le Chironomide peut coexister avec une infection à divers Protistes (*Ophryoglena*, *Endoblastidium* [voir CODREANU 1930 a, 1931] ou *Microsporidies*) dans la cavité générale de ses hôtes.

Deux *Microsporidies*, *Trichoduboscqia epeori* Léger 1926, et une *Nosema*, envahissent, chacune séparément, l'hémocoele des nymphes de *Rhithrogena* des environs de Sinaia. Une récolte faite le 2-XI-1933 à Valea Băiului, m'a livré 138 individus sans *Microsporidies* et 26 avec les deux espèces indiquées ci-dessus. Or, les larves au stade I de la génération hivernante de *Symbiocladius* s'y répartissaient comme suit : 31 sur les 138 nymphes privées de *Microsporidies*, soit dans une proportion de 22,5 p. 100 et 13 sur les 26 *Rhithrogena* infestées de *Microsporidies*, ce qui fait une proportion de 50 p. 100, donc notablement plus élevée.

Une infection microsporidienne massive, en alourdissant peut-être les

hôtes, semble donc augmenter les chances d'une contamination secondaire par les larvules de *Symbiocladius*, qui dans ces conditions se développent d'ailleurs jusqu'au bout.

§ 4. — Localisation de l'ectoparasite sur l'hôte

I. — SIÈGE ET ENVELOPPE DE SÉCRÉTION

La vie parasitaire proprement dite de *Symbiocladius* ne commence qu'avec la fixation à demeure de la larve au 1^{er} stade sous les fourreaux alaires mésothoraciques de l'Éphémère, qui désormais portera le Chironomide sur sa face dorsale, pendant toute l'évolution larvaire et nymphale de celui-ci, jusqu'à l'éclosion imaginale.

D'après une vue latérale (fig. 21, pl. III), l'ectoparasite loge dans le dièdre formé entre les fourreaux des ailes supérieures et la paroi dorsale sous-jacente, à la fin du tiers antérieur du corps plat de la nymphe-hôte.

Examinons chez une Éphémère normale vue dorsalement (fig. XII), la topographie externe de la région, où se localise le Chironomide. Les fourreaux alaires supérieurs se présentent comme deux lobes membraneux pairs qui continuent en arrière le bouclier du mésonotum et sont d'autant plus longs et plus rapprochés entre eux, que la nymphe est plus âgée. En les soulevant, on voit qu'ils sont obliquement insérés de chaque

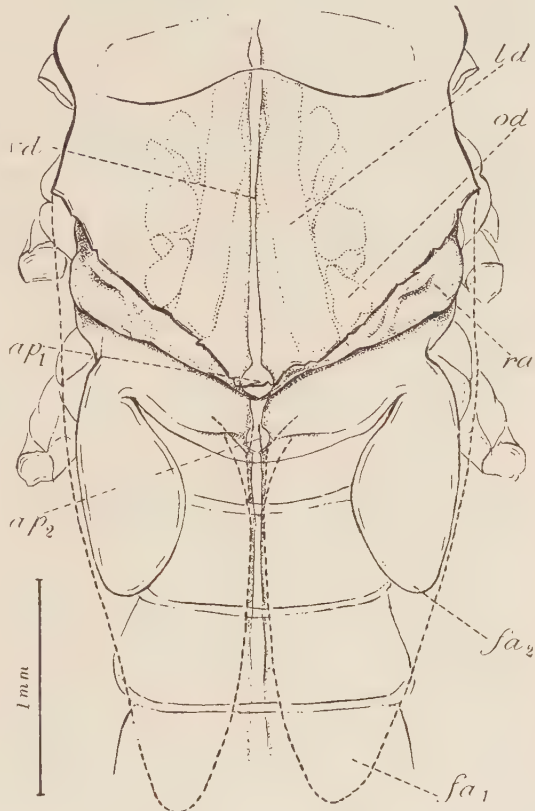


FIG. XII. Topographie externe de la zone de localisation de *Symbiocladius* chez une ♀ de *Rhithrogena semicolorata* indemne, longue de 8,5 mm., au début de son dernier stade nymphal, après ablation des fourreaux alaires supérieurs, représentés en pointillé. Vue dorsale demi-schématique du thorax et des 4 premiers segments abdominaux, pièce fixée ($\times 29$); ap_1 , ap_2 , ampoules pulsatrices méso- et métathoraciques; fa_1 , fa_2 , fourreaux alaires de la 1^{re} et 2^e paires; od , muscles longitudinaux dorsaux; vd , muscles obliques dorsaux; ra , repli sous-alaire; vd , vaisseau dorsal. Comparer à la figure 22, planche III.

côté du mésonotum, de sorte que leurs bases décrivent en projection horizontale un arc à ouverture antérieure, symétrique par rapport à la ligne médio-dorsale et finissant au-dessus des coxas intermédiaires. La face inférieure des ébauches alaires offre une cuticule chitineuse particulièrement fine, qui descend également sur le repli formé au-dessous de leur insertion, le long de la limite du méso- et du métanotum. Ce repli mésothoracique sous-alaire, symétriquement arqué, est assez étroit dans sa partie dorso-centrale et ne s'élargit que latéralement, avant d'aboutir entre les coxas de la 2^e et 3^e paires. Le plancher du petit espace couvert par les fourreaux alaires, comprend le métanotum et les premiers tergites abdominaux, munis d'un fort revêtement chitineux. Le bord postérieur du métanotum porte les ébauches réduites de la seconde paire d'ailes.

La larve parasite modifiera la région où elle siège. Sa présence déterminera en premier lieu la transformation graduelle du repli sous-alaire en un épais bourrelet blanchâtre, fonctionnant comme une zone nourricière (voir p. 192). Ceci aura pour effet de soulever de plus en plus les fourreaux alaires supérieurs au-dessus du plancher tergal, faisant augmenter en hauteur la loge dont le Chironomide dispose. Mais d'autre part, les ébauches alaires qui forment toit, seront moins développées que chez les Éphémères normales (voir p. 159).

Dans la région sous-alaire, la larve de *Symbiocladius*, tout en n'étant pas définitivement ancrée à un seul point de l'hôte, se maintient grâce à deux moyens de fixation : l'un actif, par le jeu de son appareil buccal et des crochets de ses fausses pattes, l'autre passif, mais de beaucoup plus efficace, que lui offre son enveloppe de sécrétion.

En effet, pendant tout son développement, le Chironomide parasite se trouve emmaillotté dans une enveloppe, tissée avec sa propre sécrétion salivaire, qui l'attache à son siège, sous les fourreaux alaires de l'Éphémère. Cette enveloppe isole l'ectoparasite de l'extérieur, en fermant les parties latérales et postérieure du dièdre habité par celui-ci, mais elle fait défaut le long du repli mésothoracique sous-alaire, que *Symbiocladius* touche directement. La sécrétion salivaire, très gluante au moment de son émission, donne une pellicule gélatineuse sans structure, qui agglutine contre sa face externe toutes sortes de particules étrangères : détritits, grains de sable, Diatomées, etc.

L'enveloppe soyeuse des jeunes stades larvaires du parasite est rejetée à l'occasion des mues de l'hôte, avec l'exuvie de ce dernier, sur

laquelle elle s'observe particulièrement bien. Ceci oblige le Chironomide à se refaire après chaque mue de l'Éphémère une nouvelle enveloppe, d'ailleurs plus spacieuse, en conformité avec son propre accroissement. C'est à ces moments qu'il se sert activement de ses appendices pour se maintenir sur le corps de l'hôte. Par contre, quand *Symbiocladius* est au stade de larve âgée ou de nymphe et son Éphémère ne mue plus, l'enveloppe de sécrétion, considérablement augmentée dans le sens distal, représente le principal moyen de fixation sur l'hôte. En incisant alors cette enveloppe, on constate que le volumineux parasite glisse au dehors, étant devenu incapable de s'agripper à l'Éphémère, comme il le faisait au début de sa vie larvaire.

En définitive, au niveau occupé sur le dos de la nymphe-hôte, *Symbiocladius* trouve un abri sous les fourreaux alaires, cependant que le repli mésothoracique, en se modifiant, lui servira de zone nourricière. A part ses appendices buccaux et ambulatoires, il ne possède pas d'organes spécialisés de fixation et son enveloppe soyeuse correspond aux divers fourreaux fabriqués par les larves de Chironomides libres.

II. — POSITIONS SUCCESSIVES ET MOUVEMENTS « IN SITU »

En rapport avec les différentes phases de son développement, *Symbiocladius* présente une série de positions caractéristiques et de plus en plus apparentes à la surface des nymphes de *Rhithrogena* ou d'*Heptagenia*.

Du stade I au début du IV^e, la larve encore petite occupe une position transverse sur le corps de l'hôte, ayant sa face ventrale appliquée contre le repli mésothoracique sous-alaire de ce dernier, sa tête tantôt à droite, tantôt à gauche (pl. III, fig. 18). Son étui est comparable à une gouttière, close aux deux bouts, dont l'ouverture allongée épouse partiellement ou totalement le contour du repli sous-alaire.

Sauf sur des Éphémères trop jeunes, les fourreaux alaires cachent si bien le Chironomide au I^{er} stade larvaire, que même au binoculaire il faut un œil averti pour lui repérer la tête brun sombre à travers ceux-là. La présence d'un parasite au stade II se devine plus facilement d'après la faible voûte qu'il imprime à la base des fourreaux alaires et la traînée de détritüs répandue autour. Les *Rhithrogena* ayant une ptérothèque plus transparente que les *Heptagenia*, permettent généralement de mieux apercevoir les jeunes larves du Chironomide, placées en dessous. Néanmoins, pour contrôler au triage tous les porteurs de *Symbiocladius* aux

deux premiers stades larvaires, on doit soulever les ébauches alaires de chacune des nymphes récoltées.

Au III^e stade, la larve parasite arrivant à couvrir le métanotum, son étui devient visible entre les deux moitiés de la ptérothèque; celle-ci est peu à peu soulevée, de sorte que ses pointes cessent de toucher la paroi abdominale sous-jacente. Ces effets s'accusent au début du IV^e stade larvaire (pl. III, fig. 18), quand la taille du parasite est prête à dépasser la largeur thoracique de son hôte. A ce moment, intervient une dernière mue de l'Éphémère (voir p. 133), déterminant un notable allongement des fourreaux alaires (comparer les figures 18, 20, planche III) au-dessus du Chironomide, lequel couvre déjà le 1^{er} tergite abdominal. Chez les hôtes venant d'accomplir cette mue, les pointes de la ptérothèque sont obliquement dirigées vers le haut. Dès lors, le parasite commence à être perceptible à l'œil nu.

Poursuivant sa croissance pendant le IV^e stade larvaire, *Symbiocladius* est obligé de replier contre lui-même la partie terminale de son abdomen, pour ne pas déborder latéralement les fourreaux alaires. Dans cette position coudée, son corps couvre en arrière un à un, les trois premiers tergites abdominaux de l'Éphémère (pl. III, fig. 19). Son enveloppe soyeuse s'est élargie en une poche, toujours insérée autour du repli sous-alaire et abritée par la ptérothèque, qui n'en laisse à découvert que la région centrale. La figure 22 (pl. III) montre le parasite en place, après la résection des fourreaux alaires de son hôte; à l'intérieur de la poche de sécrétion, la larve tient sa tête et la partie recourbée de son abdomen au contact du repli mésothoracique sous-alaire, transformé en un épais bourrelet blanchâtre.

En s'accroissant davantage, le Chironomide ne tarde pas à dépasser l'extrémité de la ptérothèque de l'Éphémère, sur le dos de laquelle il forme une gibbosité de plus en plus volumineuse. En même temps, il se déplie et prend une position arquée, où seules ses extrémités céphalique et caudale demeurent au contact du bourrelet sous-alaire. En augmentant les côtés et le fond de sa poche, il continue à s'étendre en arrière sur l'abdomen de l'hôte. Au terme de son évolution larvaire (pl. III, fig. 20), *Symbiocladius* le corps en U, étroitement enfermé dans un véritable sac, surplombe soit à droite, soit à gauche la nymphe d'Éphémère, atteignant le 6^e segment abdominal sur une *Heptagenia*, le 5^e seulement sur une *Rhithrogena* de taille moyenne.

En somme, c'est au cours de son IV^e stade larvaire que le parasite

change souvent d'attitude du fait de son accroissement considérable. Voici le nombre de jours que ces changements exigent, sur une nymphe ♀ parasitée d'*Heptagenia* (protocole n° 8, p. 125) observée en 1932 à Sinaïa, à une température moyenne de 16° C. :

- 4-VII, 9 h. 30'. — *Symbiocladius* au début du stade IV, position transverse, tête à droite.
 18 h. — *Heptagenia* mue pour la dernière fois; après la mue, taille de 6,8 mm., ptérothèque couvrant les 3 premiers tergites abdominaux; le parasite tisse un nouvel étui.
 5-VII, 18 h. — *Symbiocladius*, tête à droite, couvre le 1^{er} tergite abdominal complètement.
 6-VII, 19 h. — Il s'étend sur la moitié antérieure du 2^e tergite.
 7-VII, 13 h. 30'. — Dans une position coudée, tête à gauche, il couvre le 2^e tergite abdominal complètement.
 8-VII, 23 h. 15'. — Position arquée, couvrant le 4^e tergite abdominal.
 9-VII, 18 h. — Le parasite inversé, augmente le fond de son sac en vue de la nymphose; il couvre le 5^e tergite abdominal.
 10-VII, 10 h. 30'. — La larve mûre, en U, tête à droite, surplombe le côté gauche de l'hôte, atteignant le bord antérieur du 6^e segment de celui-ci.
 11-VII, 12 h. — *Symbiocladius* depuis quelques heures, à l'état de nymphe ♂, tête à gauche, couvrant les 6 premiers tergites abdominaux.

Un trait commun aux positions successives de la larve parasite, c'est le contact de la tête avec le bourrelet sous-alaire, dans le but d'y puiser la nourriture. Relativement à la larve qui la précède, la nymphe de *Symbiocladius* se trouve dans une position inverse, ayant son apex invariablement orienté vers l'extrémité postérieure de l'Éphémère (pl. IV, fig. 25). Ce retournement doit être interprété comme une circonstance favorisant l'éclosion imaginale. Un sac quasi-transparent, membraneux et souple, provenant de la larve âgée, moule la nymphe du Chironomide, en l'attachant à son hôte. La nymphe y repose sur un flanc, le corps coudé en angle droit, de manière à ce que sa moitié caudale soit couverte par la ptérothèque et sa moitié céphalique projetée sur le côté droit ou gauche de l'abdomen de l'Éphémère. En arrière, elle atteint couramment le 7^e tergite abdominal sur les *Heptagenia*, le 6^e seulement sur les *Rhithrogena*.

Le sac nymphal vide s'observe nettement, quoique rétréci et aplati, sur le dos de l'Éphémère, après l'éclosion du *Symbiocladius* adulte (pl. IV, fig. 26). D'une forme tronconique dyssymétrique, qui rappelle vaguement l'emplacement de la nymphe, il adhère par le bord de son ouverture antérieure sur le pourtour du bourrelet sous-alaire, entre la ptérothèque et le

métanotum¹. Ce sac dérive de l'étui tissé immédiatement après la dernière mue de l'hôte et amplifié par la larve parasite au fur et à mesure de sa croissance pendant le stade IV. Il renferme, généralement à l'emplacement de l'extrémité postérieure nymphale, la dernière exuvie larvaire, pratiquement réduite à la capsule céphalique. On peut facilement le détacher en entier du corps de l'Éphémère; au microscope, sa paroi diaphane, sans texture définie, apparaît extérieurement parsemée de particules inertes, plus nombreuses vers son insertion sous les fourreaux alaires. Une fois le Chironomide envolé, le sac vide sert fréquemment de support à différents microorganismes aquatiques.

Après son installation, la larve parasite tout en menant une vie sédentaire, n'est pas sans effectuer certains mouvements à l'intérieur de sa loge étroite. D'abord, en rapport avec sa nutrition, elle déplace bien souvent sa tête d'une extrémité à l'autre du bourrelet sous-alaire. On la voit alors infléchir le devant de son corps, ramper sur elle-même et tourner autour de son axe longitudinal. Pour faire ou élargir son enveloppe de sécrétion, elle se replie et porte sa tête dans tous les sens; vers la fin de son IV^e stade, courbée en U, elle se retourne plusieurs fois complètement, touchant de ses extrémités le fond du sac. Les mouvements qui accompagnent les mues larvaires, le passage de la larve à la nymphe et l'éclosion de l'imgo, ainsi que ceux commandés par la mue de l'hôte, sont décrits dans les paragraphes suivants.

A la mort accidentelle de l'Éphémère, si la larve parasite est jusqu'au stade IV, elle peut percer son étui et errer autour de son siège, généralement sans se détacher; plus âgée, elle ne quitte même pas son sac.

III. — LOCALISATION ATYPIQUE

Le développement parasitaire de *Symbiocladius* apparaît indissolublement lié à sa stricte localisation sous les ébauches alaires mésothoraciques de l'Éphémère. Cette règle est confirmée tant par les faits de la prise de possession de l'hôte, que par l'examen de plus d'un millier de nymphes porteuses d'un Chironomide avancé. Néanmoins, je connais les deux cas suivants de localisation aberrante sur des *Rhithrogena* provenant du torrent Tufa des environs de Sinaïa :

1^o La figure 28 (pl. IV) montre l'exemplaire récolté le 15-IX-1928,

1. Je n'ai jamais vu au sac nymphal, les points d'attache sur les coxas des pattes intermédiaires, dont parle DORIER (1926 b, p. 67, fig. 5).

soit une nymphe ♀, longue de 9,5 mm., très remarquable parce que pourvue de deux *Symbiocladius*. Le premier est une nymphe ♂, dont le sac se trouve attaché à l'articulation de la tête avec le pronotum de l'hôte. La nymphe du Chironomide, l'apex vers l'arrière, se projette suivant un certain angle sur le côté thoracique gauche de l'Éphémère, son corps coudé couvrant le pro- et le mésonotum jusqu'à la base des fourreaux alaires de cette dernière. Le second parasite, à l'état de larve arquée au IV^e stade, siège au niveau habituel, sous la ptérothèque.

2^o Une récolte faite le 3-IX-1929, m'a livré un ♂ de *Rhithrogena*, d'une taille de 7 mm., indemne sous les fourreaux alaires atteignant le 5^e tergite abdominal, mais qui offrait en revanche une nymphe de *Symbiocladius* fixée à l'articulation de la tête et du pronotum, tout comme chez l'échantillon précédent. L'éclosion du Chironomide adulte eut lieu le jour même, celui-ci laissant son sac vide sur l'Éphémère.

Chez les deux hôtes, la tête exceptionnellement inclinée, se trouve fortement écartée du pronotum, par suite du développement hypertrophique de la zone articulaire de ces deux parties en un bourrelet comparable à celui de la région mésothoracique sous-alaire des Éphémères typiquement parasitées. Il est à observer que le siège habituel n'était nullement bloqué, au moment où l'ectoparasite a dû s'installer sur la nuque. En effet, chez la *Rhithrogena* à deux *Symbiocladius*, celui normalement placé est nettement plus jeune que celui à localisation atypique, lequel fut donc le premier à prendre possession de l'hôte. Quant à la deuxième *Rhithrogena* ne portant qu'un Chironomide dans la région cervicale, elle n'avait rien d'anormal sous sa ptérothèque. D'ailleurs, j'ai plusieurs fois noté la présence de larves infestantes à l'articulation de la tête et du pronotum des hôtes.

Ces exemples d'une localisation cervicale de *Symbiocladius*, signifient donc que la nutrition de la larve parasite peut être intégralement assurée au contact d'une membrane articulaire de l'Éphémère. Leur rareté est vraisemblablement due aux difficultés qu'éprouve le Chironomide à se maintenir dans une zone si peu abritée du corps de l'hôte. La région sous-alaire retient l'immense majorité des larves infestantes, parce qu'elle leur offre le maximum de chances pour le développement. Autrement dit, ce sont les probabilités qui régissent le siège du *Symbiocladius* sur l'Éphémère.

En outre, la *Rhithrogena* doublement parasitée, pose la question à savoir, si un seul hôte est capable de subvenir au développement de deux Chironomides en même temps ?

IV. — RAPPORT PONDÉRAL ENTRE L'ECTOPARASITE ET SON HÔTE

Que représente le poids du Chironomide en fin de croissance relativement à celui de l'Éphémère qui le transporte ? Comme il s'agit d'Insectes aquatiques, auxquels il est impossible d'enlever rigoureusement l'eau qui les recouvre, les déterminations pondérales inscrites ci-après (tabl. X) ne peuvent avoir qu'une valeur approximative.

TABLEAU X. — Rapport en % entre le poids du Chironomide parasite en fin de croissance (larve mûre ou nymphe) et celui des Éphémères-hôtes de différentes tailles.

N ^{os}	<i>Symbiocladius rhithrogenae</i>			<i>Rhithrogena semicolorata</i>			RAPPORT PONDÉRAL parasite hôte en %
	SEXE	STADE	POIDS EN GRAMMES	TAILLE EN mm.	SEXE	POIDS EN GRAMMES	
1	♂	Nymphe	0,0018	6	♀	0,0062	30 %
2	♂	Larve	0,0017	6,5	♂	0,0091	19 %
3	♂	Nymphe	0,0015	6,75	♂	0,0094	16 %
4	♂	Larve	0,0017	7	♂	0,0076	22 %
5	♂	»	0,0016	7	♂	0,0081	20 %
6	♂	Nymphe	0,0015	7	♂	0,0083	18 %
7	♂	»	0,0019	7	♀	0,0084	23 %
8	♂	Larve	0,0022	7,75	♂	0,0122	18 %
9	♂	»	0,0022	8,5	♀	0,0146	15 %
10	♀	»	0,0025	8,75	♀	0,0078	32 %
11	♀	»	0,0031	7,75	♂	0,0119	26 %
12	♀	Nymphe	0,0036	8,5	♂	0,0144	25 %
13	♀	»	0,0039	8,75	♂	0,0166	23 %
14	♀	Larve	0,0036	9	♀	0,0180	20 %
15	♀	»	0,0027	9	♀	0,0180	15 %
16	♀	»	0,0033	9,5	♀	0,0212	16 %
<i>Heptagenia lateralis</i>							
17	♀	Nymphe	0,0029	6	♀	0,0071	40 %
18	♀	Larve	0,0043	8	♀	0,0144	30 %

Je me suis servi surtout de *Rhithrogena* parasitées (16 exemplaires); les deux *Heptagenia* ne figurent qu'à titre d'indication. Leur *Symbiocladius* était à l'état de larve mûre ou de nymphe récente, ces deux stades ayant le même poids moyen (tabl. VII). J'ai considéré d'abord les parasites mâles (N^{os} 1-9), ensuite les femelles (N^{os} 10-16), vu la différence pondérale entre les deux sexes. Pour chaque sexe du Chironomide, les résultats sont ordonnés suivant la taille croissante des Éphémères. Chaque échantillon, préalablement séché 10 minutes environ sur du papier-filtre, fut l'objet de quatre pesées successives : 1^o parasite sur

l'hôte; 2° hôte seul; 3° parasite seul; 4° hôte et parasite détachés l'un de l'autre.

Généralement, le poids des Éphémères augmente proportionnellement à la taille; sans distinction de sexe, à la même taille, correspondent des poids très rapprochés. Les *Symbiocladius* mâles se répartissent sur des *Rhithrogena* plutôt petites, alors que les femelles se trouvent sur des *Rhithrogena* plutôt grandes. Chez les parasites du même sexe, le poids s'accroît légèrement avec celui des hôtes. En faisant le rapport entre le poids du Chironomide et celui de son Éphémère, on obtient des valeurs d'autant plus élevées, que celle-ci est plus petite; c'est-à-dire 15 à 30 p. 100 du poids de l'hôte pour les parasites mâles, soit 19 p. 100 en moyenne; 15 à 32 p. 100 du poids de l'hôte pour les parasites femelles, soit 21 p. 100 en moyenne. D'un sexe à l'autre du parasite, les rapports sont comparables, malgré la supériorité pondérale des *Symbiocladius* femelles vis-à-vis des mâles. Ainsi, on retrouve par voie pondérale chez *Rhithrogena*, la corrélation déjà établie pour *Heptagenia* entre la grandeur de l'hôte et le sexe de son parasite (voir p. 33). Le rapport moyen commun aux deux sexes du Chironomide étant de 20 p. 100 du poids de l'hôte, on peut dire, qu'au terme de son évolution parasitaire, *Symbiocladius* atteint généralement une fraction de 1/5^e du poids de l'Éphémère.

§ 5. — Évolution de l'ectoparasite sur l'hôte : l'acte des mues

Le développement postembryonnaire de *Symbiocladius* comprend cinq mues : les trois premières délimitent les quatre stades larvaires successifs; la quatrième précède l'état nymphal; à la faveur de la cinquième s'opère l'éclosion imaginale. Toutes ces mues s'accomplissent sur l'Éphémère-hôte, suivant des modalités caractéristiques, qui sont étudiées ici.

I. — DÉPLACEMENT DES YEUX ANNONÇANT LES MUES LARVAIRES

J'ai montré (CODREANU 1927 b, fig.), que chez les larves de *Symbiocladius*, la migration des yeux derrière la tête, est un signe aussi frappant que précoce, de l'approche d'une mue. L'amplitude du phénomène décroît sensiblement, à mesure que le stade larvaire est plus avancé.

Au commencement de chaque stade, la larve parasite a les yeux placés sous la paroi céphalique, vers la fin de la moitié antérieure et dans le tiers

dorsal de la tête (fig. 8-11, pl. II). Cette position initiale des yeux, dure assez longtemps chez la larve primaire (pl. II, fig. 12), mais pas plus de 36 heures dans les stades ultérieurs. Suivons le déplacement des yeux larvaires en rapport avec chacune des mues.

Chez les larves au stade I, mesurant 1 mm. environ, les yeux *grosso modo* formés de deux amas de granulations noires (fig. 16, pl. II), quittent l'emplacement initial, marqué par une auréole claire sur la chitine céphalique brune, et se dirigent peu à peu vers l'ouverture occipitale (pl. II, fig. 13). Ils ne la franchissent pas en même temps, de sorte que l'œil gauche peut se trouver au niveau du bord postérieur de la tête, alors que l'œil droit a déjà passé dans le prothorax, ou inversement (pl. II, fig. 14). Redevenant parallèles, les yeux reculent à l'intérieur du prothorax, jusqu'à ce qu'ils atteignent le front des ganglions cérébroïdes, au-dessus de la base des fausses pattes antérieures; là, ils se condensent et se rapprochent beaucoup entre eux (pl. II, fig. 15). Durant leur migration, les yeux ne font que suivre passivement des plissements internes qui se produisent à partir de la tête vers la région cervicale du prothorax. Ces plissements, de plus en plus abondants en avant du cerveau (comparer les figures 13-15, pl. II), vont édifier dans le prothorax de la larve primaire en fin de croissance, la tête du stade suivant. Ceci explique comment en sortant de la mue, la larve au II^e stade possède des yeux normalement disposés.

En élevage, à une température moyenne de 16° C, le déplacement des yeux s'accomplit pendant les 2-3 jours qui précèdent la première mue de la larve parasite; avec l'abaissement de la température, le processus peut s'étendre sur 4 à 6 jusqu'à 10 jours. Dans l'intervalle, la larve primaire continue à se nourrir à l'aide de ses pièces buccales, à émettre sa sécrétion salivaire, à mouvoir ses extrémités ambulatrices; en appuyant sur son siège, on la fait abandonner son étui et errer à la surface de l'hôte. La transparence du parasite au stade I, tant sur le vivant qu'après fixation, permet de repérer facilement au microscope, les différentes étapes de la migration des yeux. Dans la génération hivernante du Chironomide, où le développement est assez synchrone, les individus aux yeux déplacés peuvent se rencontrer en masse. Ainsi, 23 *Rhithrogena* récoltées le 13-III-1927 m'ont livré : 7 larves primaires et 2 larves secondaires de *Symbiocladius* aux yeux encore situés dans la tête, à côté de 14 larves à la fin du stade I, dont les yeux étaient plus ou moins complètement émigrés dans le prothorax. J'ai retrouvé ce phénomène décou-

vert en Roumanie, chez *Symbiocladius* provenant de la Cumane (Isère).

Au fur et à mesure que le parasite au II^e stade larvaire évolue, ses yeux noirs se rapprochent du bord occipital de la capsule cranienne. Un jour avant la deuxième mue, ils passent au commencement du prothorax, mais s'arrêtant beaucoup plus près de la tête qu'à la veille de la mue précédente. Vus dorsalement, les deux yeux apparaissent contigus dans le plan médio-sagittal. Ils sont solidaires à des plissements internes occupant la zone cervicale prothoracique, plissements qui vont participer à la constitution de la tête du stade III, auquel cette mue doit aboutir.

Pendant la croissance de la III^e forme larvaire, les yeux subissent un nouveau déplacement en arrière, mais c'est à peine s'ils dépassent le bord occipital de la tête. Parallèlement, les parties destinées à former la capsule céphalique du stade IV n'excèdent que légèrement l'ouverture occipitale de la tête, avant la troisième mue.

La migration périodique des yeux bien avant chaque mue, apparaît liée à l'allure du polymorphisme larvaire de *Symbiocladius*. En effet, le déplacement maximum, jusque dans le prothorax, correspond précisément au passage du stade I au stade II, les plus dissemblables entre eux quant à la morphologie céphalique. Ensuite, l'amplitude du déplacement décroît dans la mesure où les différences dans la forme de la tête, s'atténuent d'un stade au suivant. Cette relation permet de considérer la migration des yeux, comme un indice des remaniements plus ou moins profonds qui accompagnent les mues larvaires du Chironomide parasite. C'est-à-dire, les yeux se déplacent jusqu'au niveau où se constitue la tête du futur stade, niveau qui est d'autant plus reculé par rapport à l'ancienne tête, que la dissemblance entre les deux stades consécutifs est plus accusée. Cette interprétation est confirmée par le déplacement des yeux larvaires pendant le IV^e stade en relation avec la nymphose : à la veille de celle-ci, les yeux larvaires se trouvent dans la région cervicale (fig. IX), du fait de leur connexion avec les yeux composés et la tête imaginale, qui se forment en majeure partie au commencement du prothorax de la larve. Je rappelle, d'autre part, que d'un bout à l'autre de la vie larvaire, les ganglions cérébroïdes sont contenus dans le prothorax.

Outre la migration des yeux, d'autres modifications annoncent l'approche des mues larvaires chez *Symbiocladius*. La tête apparaît très

petite par rapport au reste du corps, ce dernier étant seul à s'accroître dans l'intervalle de deux mues. Le tégument en se dédoublant, rend le corps larvaire moins transparent. A l'intérieur des fausses pattes du stade en cours, on observe les crochets du futur stade à l'état de pâles ébauches, reliées par un mince faisceau musculaire caduc à l'armature externe qui bientôt sera rejetée (fig. XIII, A-B).

D'après ZAVREL (1915, p. 323), chez les larves libres de Chironomides

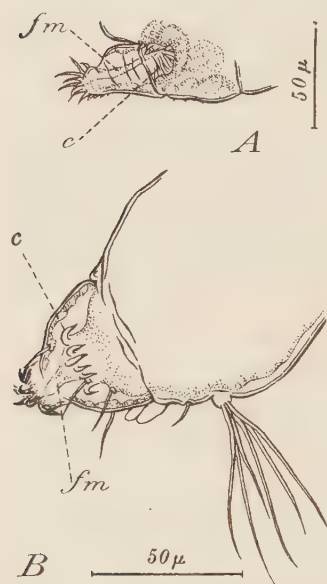


FIG. XIII. *Symbiocladius rhithrogenae*; A, fausses pattes antérieures ($\times 280$); B, fausses pattes postérieures ($\times 400$) d'une larve à la fin de son I^{er} stade, se préparant à muer et montrant à leur intérieur l'armature de crochets du stade suivant; vues latérales, *in vivo*; c, crochets du futur stade; fm, funicule musculaire, assurant les mouvements de l'armature externe.

qui se préparent à muer, les yeux passent du tiers antérieur dans la moitié postérieure de la tête, par suite des plissements de l'hypoderme céphalique. Les larves elles-mêmes, cessant de se nourrir, se raidissent dans une attitude incurvée. GRIPEKOVEN (1914, p. 202) chez *Pentapedilum spargani* et POTTHAST (1915, p. 291) chez *Dactylocladius brevicar*, avaient signalé la position des yeux larvaires dans la seconde moitié de la tête, sans en saisir la relation avec la mue. Il est à remarquer, que chez les Chironomides libres, l'amplitude du déplacement des yeux est notablement inférieure au trajet minimum que ceux-ci effectuent dans le cas de la larve parasite; ceci est en accord avec l'absence de polymorphisme larvaire chez les premiers (voir p. 46).

Dans l'ordre des Coléoptères, JEANNEL (1926, p. 381, fig. 157) décrit la migration des yeux chez un Carabique endogé de Transylvanie, *Duvalius chappuisi*, dont la

larve a une tête très allongée, portant près du bord antérieur une paire d'yeux, formés de chaque côté de deux amas pigmentaires inégaux, sous les cornéules correspondantes. Sur dix exemplaires recueillis, huit avaient les yeux déplacés derrière leurs cornéules, à des niveaux différents allant jusqu'à la base de la tête. Ce déplacement symétrique des yeux, moins considérable que dans le cas de *Symbiocladius*, doit relever également des modifications préliminaires d'une mue ou de la nymphose.

II. — MÉCANISME DES MUES LARVAIRES

La larve de *Symbiocladius* effectue ses mues sous l'enveloppe soyeuse, qui l'attache à son hôte. Les exuvies adhèrent intérieurement sur les côtés de l'étui, où elles sont réduites à la capsule céphalique brunâtre,

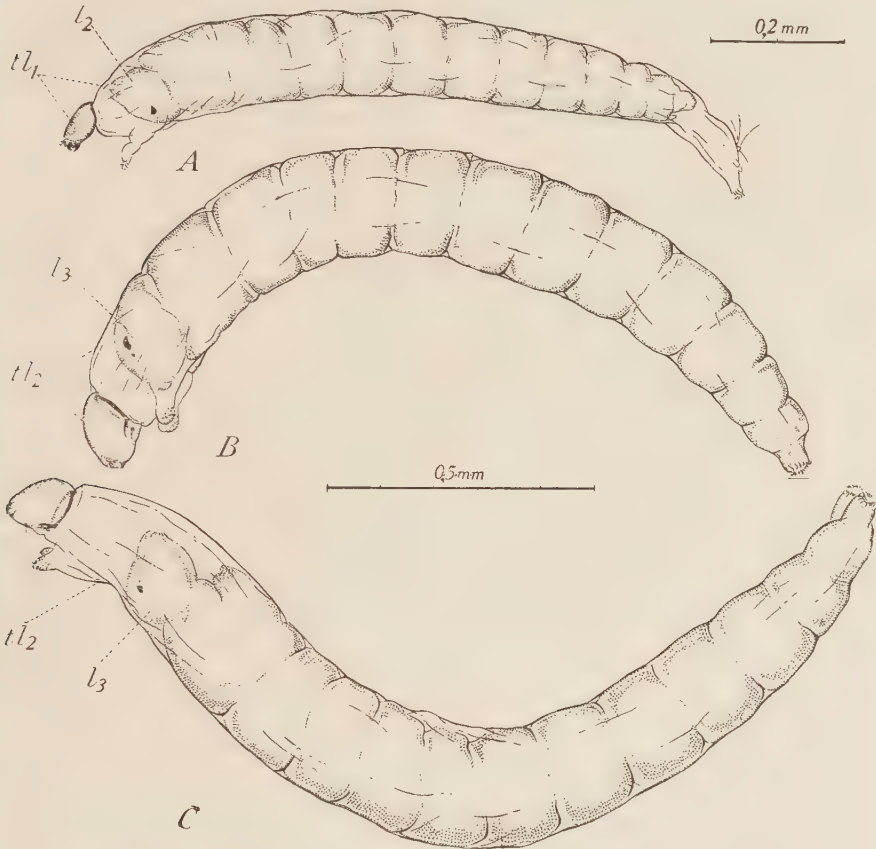


FIG. XIV. *Symbiocladius rhithrogenae*, mouvements lors des mues larvaires, pièces fixées; A, larve au II^e stade en rotation de 180° sous le tégument intact du I^{er} stade ($\times 90$); B, larve au III^e stade rétractée sous la cuticule du II^e stade; C, *idem*, en rotation de 180° ($\times 70$); l_2 , l_3 , larves au II^e et III^e stades; tl_1 , tl_2 , tégument des stades larvaires I et II.

car il ne reste pratiquement rien de la fine cuticule du corps, tassée par la larve venant de muer. Celles des stades larvaires I-III se retrouvent, soit isolément, soit deux par deux, à l'intérieur de l'étui rejeté en même temps que l'exuvie de l'Éphémère. Suivant qu'elles y sont présentes ou absentes, on peut déterminer le mode d'alternance entre les mues du parasite et celles de l'hôte; exemple : la présence des têtes exuviales des

stades II et III de *Symbiocladius* dans l'étui emporté par l'exuvie de l'Éphémère, permet de conclure que l'ectoparasite a fait sa 2^e et 3^e mues larvaires au cours du stade nymphal de l'hôte, venant de s'achever.

J'ai observé sous le microscope la marche de la mue, en transportant dans un verre de montre la larve parasite, prélevée avec une minime portion de son enveloppe, au moment où elle s'apprêtait à muer sur l'hôte. J'ai ainsi suivi plusieurs fois les différentes mues larvaires (fig. XIV, A-C), conduisant respectivement aux stades II-IV. Voici les phases d'une deuxième mue larvaire, observée le 23-IX-1934, à Grenoble :

- 11 h. 30'. — La larve au stade II (provenant d'une *Rhithrogena*) a les yeux derrière la tête, dans la région cervicale du prothorax.
- 16 h. — Le stade III complètement individualisé, est encore enfermé dans l'ancien revêtement chitineux intact; il a retiré sa tête blanche jusqu'au segment prothoracique de la vieille peau, dont la capsule cranienne brunâtre apparaît maintenant vide (fig. XIV, B).
- 16 h. 30'. — Le nouveau stade rétracte son extrémité postérieure et se retourne de 180° sous l'ancienne cuticule, de sorte que ses fausses pattes antérieures viennent buter contre la face dorsale thoracique de celle-ci (fig. XIV, C).
- 17 h. — Il reprend son orientation normale et contracte son corps jusqu'à ce que sa tête arrive dans le segment métathoracique de la vieille enveloppe.
- 18 h. 30'. — Le stade III dans un état d'extension maximum, remplit toute l'ancienne peau, sauf la capsule céphalique.
- 18 h. 48'. — Il exécute des mouvements très violents avec son corps distendu.
- 19 h. 3'. — De ses pseudopodes postérieurs, il transperce l'ancienne cuticule à l'endroit de la queue.
- 19 h. 9'. — La tête du nouveau stade produit une déchirure dans la région prothoracique dorsale de la vieille peau, par où elle commence à sortir.
- 19 h. 13'. — Fin de la mue; la larve au III^e stade, entièrement dégagée de l'exuvie, présente encore une tête blanche.

Ayant mis en observation à la même heure, une seconde larve dans un état comparable, elle acheva de muer à 15 h. 45', donc beaucoup plus tôt. C'est par une rupture de la face ventrale antérieure de l'ancienne enveloppe, qu'elle a sorti sa tête.

D'un autre côté, le 4-VIII-1934 à Grenoble, j'ai suivi la deuxième mue larvaire parallèlement chez un *Symbiocladius* isolé dans un verre de montre et chez un autre laissé en place sur sa nymphe de *Rhithrogena*, dont j'avais excisé les fourreaux alaires. Je donne ci-dessous le comportement du Chironomide isolé :

- 11 h. 15'. — La larve au III^e stade est retournée de 180° à l'intérieur de l'ancienne enveloppe, encore intacte; sa tête blanche loge dans le segment prothoracique de cette dernière.

- 11 h. 16'. — Elle revient à sa position normale et rétracte son extrémité postérieure.
- 11 h. 17'. — Nouvelle rotation de 180° , sous la peau du stade II.
- 11 h. 18'. — Reprise de la position normale; puissantes contractions, d'avant en arrière, de l'intestin moyen.
- 11 h. 24'. — En contractant fortement son corps, la larve laisse les extrémités de l'ancien revêtement vides.
- 11 h. 25'. — Elle se recourbe et heurte de sa tête la paroi dorsale thoracique de la vieille cuticule.
- 11 h. 26'. — Rotation de 180° , lui permettant de frotter ses pièces buccales contre le dos de l'ancienne enveloppe.
- 11 h. 27'. — De nouveau normalement orientée, elle s'incurve en angle aigu, reculant sa tête à l'intérieur du vieux tégument.
- 11 h. 38'. — Après redressement, la tête et les pseudopodes antérieurs attaquent activement la région thoracique ventrale de l'ancienne cuticule.
- 11 h. 43'. — Corps larvaire excessivement contracté.
- 12 h. 4'. — Toujours très contractée, la nouvelle larve frotte ses fausses pattes postérieures contre la vieille peau.
- 12 h. 32'. — Rotation de 180° sous l'ancien revêtement.
- 12 h. 43'. — Reprenant sa position normale, la larve pousse ses pseudopodes postérieurs à travers une déchirure ventrale subterminale de la vieille enveloppe.
- 12 h. 44'. — Par la déchirure élargie ventralement, la larve au stade III sort graduellement son abdomen.
- 12 h. 51'. — A l'aide de ses fausses pattes postérieures, elle dégage finalement sa tête.
- Quant au *Symbiocladius* demeuré sur l'Éphémère, il n'a mué qu'un peu plus tard, à 13 h. 25'. Il ne semble pas que la mue soit rendue plus difficile et par cela retardée, du fait d'avoir retiré la larve parasite de sur son hôte.

En définitive, l'acte des trois premières mues larvaires de *Symbiocladius* présente les caractéristiques suivantes : 1^o la larve au nouveau stade, tout en étant complètement individualisée, reste quelques heures à l'intérieur de l'ancienne cuticule qui persiste intacte, figurant un moule parfait du stade précédent (fig. XIV, B); 2^o pour se délivrer, elle effectue des mouvements nombreux et variés, dont les plus remarquables sont ceux de rotation à 180° sous la vieille peau (fig. XIV, A, C); 3^o elle parvient à s'échapper à la faveur d'une rupture pouvant se produire dans divers points, nullement déterminés, de l'ancien tégument.

III. — PASSAGE DE LA LARVE A LA NYMPHE

Avant d'accomplir sa quatrième mue, la conduisant au stade nymphal, la larve mûre achève de confectionner le sac qui va l'abriter jusqu'à l'éclosion imaginale. Les derniers jours de la vie larvaire, elle se retourne

souvent vers le fond du sac et, portant sa tête sur le pourtour de celui-ci, en détend la paroi, point par point, pour la renforcer tout de suite avec sa sécrétion salivaire.

Soit une larve de *Symbiocladius* prête à se transformer en nymphe à l'intérieur de son enveloppe. Elle commence par s'installer dans la position nymphale, en sens inverse de l'Éphémère, le devant du corps projeté en forme de croissant sur l'abdomen de cette dernière, l'arrière appuyé contre le bourrelet sous-alaire, la pointe caudale rabattue latéralement. Pendant qu'elle repose sur un côté, sa région apicale est animée de secousses rythmiques. Bientôt après, elle tend à redresser son corps courbé et à pivoter lentement autour d'elle-même, se projetant de plus en plus en dehors de l'hôte. Finalement, la voici toute droite, la face dorsale tournée vers le haut, la moitié antérieure oscillant presque transversalement au-dessus de l'Éphémère. C'est alors que la cuticule larvaire se déchire et la capsule céphalique fendue glisse vers l'extrémité postérieure, le long de la face ventrale, maintenant inférieure, de la nouvelle nymphe. Celle-ci, pour se débarrasser de la peau larvaire, exécute de vigoureux mouvements répétés, en se repliant dans le plan sagittal. Après la mue, le Chironomide reprend lentement sa position initiale à l'état de nymphe fraîche, pâle et aux yeux vermillon. La dernière exuvie larvaire est toujours refoulée sous l'extrémité caudale de la nymphe.

Voici la durée des différentes phases du processus, à une température d'environ 16° C :

Passage de la position de larve à celle de nymphe.....	30'
Intervalle entre le déclenchement des secousses et la mue proprement dite..	22-30'
Depuis l'attitude redressée, face dorsale vers le haut et jusqu'à la mue.....	6-8'
Dégagement de la peau larvaire.....	1-2'
Retour à la position initiale.....	9-10'

J'ai également observé le passage de la larve à la nymphe, chez des *Symbiocladius* retirés de leur sac et mis en verre de montre sous le binoculaire, ce qui permet de mieux saisir les détails de la mue proprement dite. Sur le point de muer, la larve âgée a sa capsule céphalique repoussée ventralement par la tête nymphale, saillante et rythmiquement gonflée, qui occupe l'apex; les yeux composés rouges sont devenus très apparents; l'extrémité postérieure de la nymphe est contractée à quelque distance de celle du revêtement larvaire transparent. Soudain, la cuticule larvaire éclate sous la pression de la tête nymphale, qui émerge

et se déploie. La déchirure court le long du clypéus et de la ligne médiane du pro- et du mésonotum. La capsule cranienne larvaire, ouverte et aplatie, forme un masque devant la tête nymphale, pour commencer à descendre un instant après, vers le bas du corps. Au fur et à mesure que la nymphe se dégage du tégument larvaire, l'intima chitineuse des trachées s'échappe par les stigmates méso-, métathoracique et abdominaux, sous la forme de bandelettes argentées, disposées sur les côtés. En verre de montre, l'exuvie larvaire n'étant pas tassée par la nymphe, laisse apercevoir à son intérieur, outre l'intima chitineuse des trachées, celle de l'œsophage, des conduits salivaires et de l'intestin postérieur.

IV. — ÉCLOSION DE L'IMAGO

De quelle manière, le Chironomide adulte s'échappe-t-il de la peau nymphale à travers le sac qui l'attache à l'hôte aquatique, pour gagner le milieu aérien? En élevage, à l'approche de l'éclosion imaginale, la nymphe mûre acquiert un aspect noir argenté, à cause de l'air qui se dépose autour de la forme adulte, complètement différenciée sous le revêtement nymphal. Cette couche d'air a un rôle hydrostatique, entraînant l'hôte vers la surface de l'eau du cristallisoir, dès qu'il cesse de s'agripper à une pierre. Jusqu'alors immobile, la nymphe assise sur un côté en une position coudée, commence à s'agiter dans son sac; sa partie antérieure exécute des oscillations saccadées, qui tendent à lui redresser le corps. Devenue peu à peu rectiligne, elle se projette obliquement sur l'Éphémère, à l'intérieur de l'enveloppe tendue. Se retournant ensuite, la nymphe amène sa face dorsale vers le haut; sa queue est toujours sous les fourreaux alaires, tandis que son devant surplombe du côté opposé l'abdomen de l'hôte. Par des mouvements énergiques, elle courbe son corps, l'allonge et le raccourcit, en écartant et en rapprochant alternativement ses segments abdominaux entre eux. Son apex tantôt penché, tantôt relevé, frotte sans cesse contre le fond du sac. Excitée par l'agitation du Chironomide, l'Éphémère court çà et là, remue ses pattes, frappe de son abdomen à droite et à gauche. Enfin, le sac extrêmement distendu cède aux frottements de la nymphe; en déchirant le fond, celle-ci dégage à peu près sa moitié antérieure et la porte vers la surface de l'eau. Précisément à cet instant (fig. xv), la peau nymphale se fend sur le dos : le *Symbiocladius* adulte glisse rapidement dehors, déploie ses ailes et vole tout de suite du côté de la lumière. La partie antérieure de l'exuvie nym-

phale flotte béante sur l'eau, alors que sa partie postérieure se trouve encore incluse dans le sac, ce qui fait maintenir l'Éphémère suspendue pendant quelques moments. Pour se tirer de cette position, l'Éphémère effectue plusieurs secousses qui aboutissent au rejet complet de l'exuvie nymphale ; après quoi, elle passe sous une pierre.

Par une trop grande épaisseur d'eau, la nymphe de *Symbiocladius* peut exceptionnellement sortir tout à fait de son sac et monter seule à la surface ; c'est uniquement là qu'elle livre passage à l'imago. Les mâles n'épanouissent le

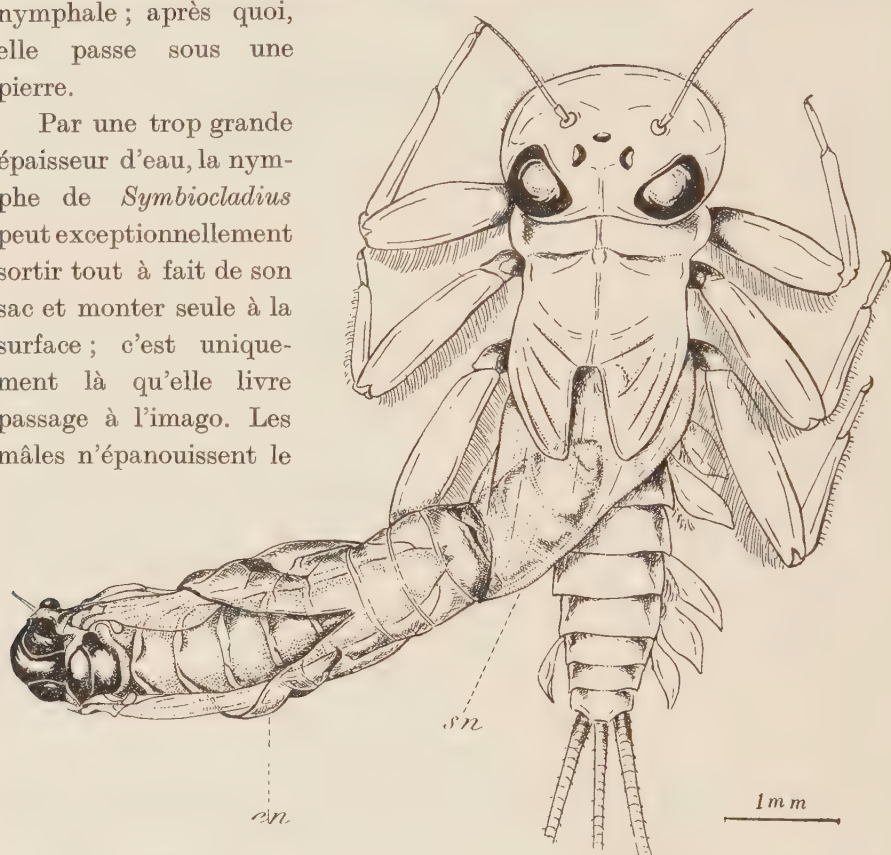


FIG. xv. Ecllosion imaginale d'une ♀ de *Symbiocladius rhithrogenae* sur une nymphe ♀ d'*Heptagenia lateralis*; vue dorsale, pièce fixée ($\times 15$); en, exuvie nymphale du Chironomide; sn, sac nymphal attaché à l'hôte.

panache de leurs antennes qu'un quart d'heure après l'éclosion. Le sac nymphal vide, attaché à l'hôte et marqué d'une rupture apicale elliptique, conserve le plus souvent à l'emplacement même de l'extrémité caudale de la nymphe, la dernière exuvie larvaire pratiquement réduite à la tête (pl. IV, fig. 26). L'exuvie nymphale, abandonnée sur l'eau qui ne la mouille pas, est consistante et d'un gris luisant. Elle est fendue sur la ligne médio-dorsale, du vertex à la fin du métathorax ; en outre, deux petites fentes latérales découpent la tête en une pièce

frontale au-dessous des antennes, ce qui permet aux bords de l'ouverture principale d'être largement rabattus sur les côtés (pl. III, fig. 23).

A une température de 16° C, les phases de l'éclosion imaginale durent comme suit :

Mouvement lents de redressage et retournement de la nymphe : 1 h.-1 h. 15'.

Mouvements violents déterminant la perforation du sac : 6'.

Sortie de la nymphe de son sac et émergence de l'imgo de la peau nymphale : 1'.

Les mouvements dont s'accompagne le passage de la larve à la nymphe sont très analogues à ceux qui préparent l'éclosion imaginale : dans les deux cas, le corps coudé sur un côté passe dans une attitude tendue, le dos vers le haut. Mais tandis que dans le premier cas, la position droite favorise la mue sous une enveloppe étroite, amenant l'entassement de l'exuvie à l'extrémité caudale, dans le second cas, son principal effet est la perforation du sac. Quant à l'acte proprement dit, il est réglé avec beaucoup plus de précision dans ces deux dernières mues (rupture déterminée et prompte, pas de rotation), que dans les trois premières, vraisemblablement du fait de l'apparition des appendices thoraciques et des stigmates segmentaires.

Il est à remarquer, enfin, que l'éclosion imaginale de *Symbiocladius* offre certaines ressemblances avec celle décrite par TONNOIR (1923) pour *Dactylocladius commensalis* (voir p. 12).

V. — INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR L'ÉCLOSION IMAGINALE

Dans mon élevage à Sinaïa, installé au dehors, j'ai obtenu plusieurs centaines d'éclosions imaginale de *Symbiocladius*, tant sur *Heptagenia* que sur *Rhithrogena*. D'autre part, j'ai maintes fois observé l'éclosion du Chironomide au bord même des torrents infestés, aux endroits à l'eau calme et basse. Fait remarquable : *Symbiocladius* n'écloît généralement que de 12 à 16 heures, très exceptionnellement plus tôt dans la matinée ou plus tard dans l'après-midi. Or, au milieu de la journée, la température et la luminosité ambiantes sont au maximum et elles pourraient influencer sur l'éclosion du Chironomide : la température intervient même dans le développement d'un sténotherme d'eau froide; l'action de la lumière serait à présumer d'après le phototropisme positif très accusé de l'adulte.

Pour déterminer lequel des deux facteurs est principalement respon-

sable du déclenchement de l'éclosion imaginale chez *Symbiocladius*, j'ai fait à Sinaïa les essais suivants :

1° Le 8-X-1932, un cristalliseur avec des *Heptagenia* pourvues de nymphes mûres de *Symbiocladius*, est exposé à partir de 17 heures sous une ampoule électrique de 40 watts, dans une pièce à 18° C; entre 19 h. 30' et 22 heures, je note l'éclosion de cinq imagos de deux sexes. Le 16-IX-1933, j'obtiens après 22 heures, quatre éclosions imaginale sur six nymphes portées par des *Heptagenia*, placées dans une assiette blanche, sous l'ampoule électrique, à 18° C. Je fais remarquer qu'aux heures inscrites ci-dessus, il ne s'est jamais produit d'éclosion dans l'élevage situé à l'extérieur.

2° Le 17-IX-1933, depuis 19 h. 30' à 8 heures du lendemain, neuf *Heptagenia* avec des nymphes noires du Chironomide, sont continuellement exposées à la lumière électrique, cette fois dans une pièce froide à 8° C.; aucune éclosion. Le 18-IX à 12 heures, deux individus pris au hasard dans le lot précédent et transférés dans une pièce chaude à 17° C, éclosent à l'obscurité entre 19 heures et 21 heures.

3° Le 18-IX à 23 h. 30', j'enlève quatre exemplaires parmi les sept restés au froid et je les dépose dans une pièce obscure chauffée à 18° C; ceux-ci éclosent tous jusqu'à 6 h. 30' du lendemain. Par contre, les trois sujets conservés sous la lumière électrique dans la pièce froide à 8° C, n'arrivent à éclore qu'au surlendemain, le 20-IX vers 12 h. 30', la température de la pièce étant montée à 10° C.

Il est à conclure que c'est la chaleur qui, dans la nature, répartit la fréquence maximum des éclosions imaginale de *Symbiocladius* au milieu de la journée, puisqu'une température élevée suffit à les déclencher en élevage à n'importe quel moment, en dehors des heures habituelles.

HUBAULT (1927, p. 251) constate que la lumière contrarie nettement l'éclosion d'un Trichoptère torrenticole, *Stenophylax luctuosus* Pill., dont l'imago ne s'échappe que la nuit. D'après DESPAX (1928), cette conclusion ne saurait être étendue aux Trichoptères des eaux stagnantes. Les essais que je viens de relater, ne semblent indiquer aucune influence, ni activante, ni inhibitrice de la lumière sur l'éclosion imaginale du Chironomide parasite. Par contre, PHILIPP (1938) n'observe les éclosions de *Chironomus thummi* Kieff., que pendant le jour, jamais la nuit, dans les aquariums à 15-20° C, et il considère ce rythme comme étant exclusivement sous la dépendance des variations d'éclairement.

§ 6. — Comportement de l'ectoparasite lors de la mue de l'hôte

I. — MUE NYMPHALE DE L'ÉPHÉMÈRE INDEMNÉ

L'acte de la mue est le même pour les deux espèces-hôtes; il s'observe cependant beaucoup plus difficilement chez les nymphes de *Rhithrogena*,

en raison de leur faible résistance hors de l'eau froide et courante. C'est pourquoi, je décris ici la mue d'une *Heptagenia*, longue de 5 mm. (cerques non compris), observée dans une coupelle au binoculaire le 18-X-1935, à 17 h. 15', à Sinaïa.

Faute d'une pierre, la nymphe est agrippée à une feuille de hêtre, macérée par suite d'une longue immersion dans le torrent. Elle se signale par l'aspect épaissi de son tégument et un changement dans les proportions du corps; l'abdomen paraît démesurément allongé vis-à-vis du thorax et des ébauches alaires. En outre, sa tête s'est presque perpendiculairement inclinée vis-à-vis du corps, produisant un gonflement notable de l'articulation avec le pronotum; les membranes intersegmentaires abdominales sont également dilatées. La nymphe prend une attitude voûtée, s'étant dressée haut sur ses pattes, qu'elle secoue par moments. A plusieurs reprises, un tressaillement parcourt comme une onde d'arrière en avant, les segments abdominaux un à un. Tout d'un coup, les trachéobranches cessent de battre et s'appliquent sur les côtés de l'abdomen, les pattes se raidissent, le notum se distend. Par la fente qui se dessine dans la cuticule dorsale de la tête et du thorax, la nouvelle nymphe commence à surgir. Glissant lentement vers l'extérieur, elle se recourbe en crosse de plus en plus; pendant que l'avant du corps se soulève pour dégager les fourreaux alaires, les pattes et les pièces buccales, on aperçoit l'abdomen avec les cerques s'avancer sous l'ancien revêtement. Sur les côtés du thorax, les tubes chitineux argentés des trachées, s'échappent de deux paires de stigmates, situés derrière les bases de la première et de la deuxième paires de pattes. La nymphe complètement sortie demeure quelques instants devant l'exuvie, où elle reprend son attitude normale.

Sans exception, la rupture de la vieille peau nymphale s'opère suivant une suture dorsale en T, dont la branche transversale parcourt toute la largeur de la tête, juste devant les yeux composés, tandis que la branche longitudinale s'étend perpendiculairement à la première, sur la ligne médiane jusqu'à la fin du mésothorax. L'exuvie présente deux fentes correspondant à cette disposition; elle contient l'intima chitineuse de l'arbre trachéen, de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur, cette dernière souvent dévaginée. Pendant la mue, l'Éphémère peut autotomiser une à plusieurs pattes ou trachéobranches, qui restent dans l'exuvie.

La nymphe venant de muer est d'un ivoire éclatant, qui va ternir en l'espace d'une heure. En l'observant côte à côte avec son exuvie, on se rend compte que la coloration bigarrée des *Heptagenia* résulte de

la superposition d'éléments appartenant, les uns à la chitine superficielle, les autres à l'hypoderme sous-jacent. En effet, à part les yeux noirs et la chaîne ganglionnaire brunâtre, seules les taches brun-rouille, jaune-citron et blanc-crayeux sont visibles chez la nymphe récemment muée, ce qui témoigne de leur localisation hypodermique profonde. D'un autre côté, l'exuvie reproduit la disposition exacte des taches claires et foncées de l'abdomen et des fémurs, ainsi que des parties brunes de l'appareil buccal et des griffes; toutes ces dernières taches réapparaîtront chez la nymphe, dès qu'elle aura durci sa nouvelle cuticule. La coloration plus simple des *Rhithrogena* se dissocie d'une manière semblable lors de la mue; par exemple, les taches fémorales brun-rouille dépendent de l'hypoderme et ne passent pas dans l'exuvie.

Le processus de la mue chez les nymphes d'*Heptagenia* et de *Rhithrogena* offre certaines différences vis-à-vis de celui décrit par GROS (1925 a p. 77, fig. 9) pour *Ecdyonurus forcipula* du Jura français.

II. — MUE DE L'ÉPHÉMÈRE POURVUE D'UN CHIRONOMIDE

Symbiocladius étant un parasite externe, qui repose sur la cuticule de son hôte, on se demande ce que lui advient lors de la mue de ce dernier. Relativement à cette question, CLAASSEN (1922, p. 399) fait deux suppositions : ou bien le Chironomide effectue tout son développement dans l'intervalle de deux mues consécutives de l'Éphémère, ou bien lors de la mue de celle-ci, il se détache de l'exuvie et se rétablit sur le même sujet ou sur un autre. ZAVREL (1924, p. 38) reprend simplement les hypothèses précédentes. Les faits ne les confirment point, car ayant observé la mue de plusieurs *Rhithrogena* parasitées, j'ai montré qu'au commencement de l'ecdysis, le parasite passe sur le nouveau tégument de l'hôte, avant que celui-ci n'ait rejeté son exuvie (CODREANU 1927 b).

Les données acquises depuis m'ont appris que les Éphémères muent pour la dernière fois peu après l'entrée du Chironomide au IV^e stade larvaire, quand celui-ci est encore dans une position transverse sous leurs ébauches alaires (pl. III, fig. 18). Il n'est donc à considérer que le comportement des larves jeunes au moment des mues de leurs Éphémères, à l'exclusion de la larve âgée et de la nymphe, dont les hôtes ne muent plus. A cet égard, les *Heptagenia* parasitées sont beaucoup plus favorables que les *Rhithrogena*, lesquelles peuvent ne pas achever leur mue, lorsqu'on les transporte sous le binoculaire.

Je vais relater ici les circonstances typiques de la mue chez une nymphe ♀ d'*Heptagenia*, longue de 6 mm., porteuse d'un *Symbiocladius* au III^e stade larvaire, observée le 17-XI-1935, à 19 h. 37', à Sinaïa. L'Éphémère présente déjà l'articulation cervicale gonflée et fait subir à ses segments abdominaux la secousse caractéristique, se propageant d'arrière en avant. Deux minutes après, sa cuticule se fend suivant la suture dorsale en T et le nouveau stade émerge peu à peu. Jusqu'à ce moment, le Chironomide, enfermé dans son étui transverse, n'offre rien de particulier. Mais dès que l'hôte commence à dégager ses fourreaux alaires, voici que le parasite transperce avec sa tête la vieille peau sous la ptérothèque gauche et atteint de l'autre côté l'endroit correspondant sur le tégument nouveau. La mue continuant, *Symbiocladius* prend pour quelques secondes une position longitudinale relativement à l'Éphémère, du fait que son extrémité antérieure s'est déjà agrippée à la nouvelle peau, alors que son extrémité postérieure n'est pas encore dégagée de l'ancienne cuticule. Devançant d'un instant le rejet définitif de l'exuvie de l'hôte, le parasite amène ses deux extrémités sur le nouveau revêtement, de sorte que, recourbé en croissant, il se trouve finalement attaché sous le fourreau alaire gauche de l'*Heptagenia* venant de muer.

Ayant perdu son étui, le Chironomide se dispose aussitôt à se tisser une nouvelle enveloppe avec sa sécrétion salivaire. Au bout de quelques heures, il est de nouveau complètement recouvert. L'ancien étui, demeuré fixé à l'exuvie de l'Éphémère, renfermait la tête exuviale du stade II de la larve parasite, dont la mue avait par conséquent précédé celle de l'hôte. Chez les Éphémères parasitées suivies en élevage (voir p. 122), je n'ai jamais vu aucune de leurs mues coïncider avec celles de leur Chironomide, les deux actes étant séparés par un intervalle d'au moins quelques heures.

En résumé, jusqu'au début du IV^e stade larvaire du parasite, la nymphe-hôte accomplit normalement ses mues. La [rupture médio-dorsale de la vieille cuticule s'arrête juste au-dessus du bourrelet sous-alaire et de l'étui du Chironomide. Pour son transfert sur le nouveau tégument de l'Éphémère, *Symbiocladius* n'emprunte pas cette fente, qu'il pourrait facilement atteindre, en enfonçant son enveloppe. En revanche, il transperce la fine cuticule du bourrelet sous-alaire, à un point variable correspondant à l'emplacement de sa tête au moment de la mue de l'hôte. Cet incident loin d'aboutir à l'élimination de l'ectoparasite, l'oblige seulement à se confectionner une nouvelle enveloppe soyeuse.

CHAPITRE IV

RAPPORTS ENTRE LE DÉVELOPPEMENT DE L'ECTOPARASITE
ET CELUI DE L'HÔTE

§ 1. — Récolte et élevage des Éphémères-hôtes

J'ai entrepris l'élevage des Éphémères pourvues de *Symbiocladius*, dans le but d'obtenir des renseignements sur la durée des stades évolutifs successifs de l'ectoparasite. Les résultats acquis furent autrement féconds, montrant d'une part la remarquable concordance qui règle le développement du Chironomide sur celui de son Éphémère, offrant d'autre part une base précise pour l'étude de l'influence de l'ectoparasite sur la croissance globale et relative de ses hôtes.

Les animaux torrenticoles se caractérisent en général par une respiration particulièrement active aux dépens de la riche quantité d'oxygène, dissous dans les eaux rapides et froides, qui les abritent. C'est pourquoi, portés de leur milieu dans une eau stagnante, ils ne tardent pas à mourir asphyxiés. Les nymphes rhéophiles de *Rhithrogena* et d'*Heptagenia* n'échappent guère à cette étroite adaptation physiologique, d'où la grosse difficulté de les transporter et de les élever. Cependant, on observe différents degrés dans les besoins respiratoires de ces deux Éphémères. Ainsi, dans une eau non renouvelée, les *Rhithrogena* sont notablement plus sensibles que les *Heptagenia*; les nymphes âgées des deux espèces résistent moins bien que les jeunes; la mue devient un accident mortel, surtout pour les *Rhithrogena*; les individus porteurs de divers parasites, meurent plus tôt que les indemnes. Gagnées par l'asphyxie, les nymphes de *Rhithrogena* se laissent tomber sur le fond du récipient; leurs mouvements sont de plus en plus réduits; quelques tressaillements parcourent les pattes; le vaisseau dorsal bat irrégulièrement; la mort est consécutive à l'éclatement de l'intestin moyen, dont le contenu brunâtre se répand dans l'hémocoèle. Avant la rupture du mésentéron, les *Rhithrogena* peuvent être ramenées à la vie, en les soumettant à un vif courant d'eau.

Les nymphes plates des deux Éphémères en question vivent sur la face inférieure des pierres immergées du lit des torrents. En sortant brusquement à la main ces pierres et en les retournant aussitôt, on recueille une à une les Éphémères à l'aide de pinces souples. Au fur et à mesure, on les dépose dans des bocaux en verre épais, d'une contenance de 300 cmc. environ. Dans chaque bocal, on peut conserver une

cinquantaine d'exemplaires vivants, à condition d'en recharger l'eau toute les demi-heures, pendant que la récolte se poursuit. On empêche l'entassement des nymphes sur le fond du bocal, en leur offrant comme support des feuilles de hêtre, macérées dans le torrent; il faut éviter les cailloux, qui écrasent facilement les Éphémères contre la paroi du vase. Les bocaux déjà chargés et bouchés peuvent être calés avec des pierres dans le torrent même, pour rester au frais jusqu'à la fin de la récolte, qui comprend parfois des centaines de nymphes.

Si par une journée chaude, on doit faire un long parcours pour arriver au laboratoire, il est indispensable de transporter les Éphémères récoltées dans des bouteilles « thermos », couchées en longueur, quand elles ne sont pas très larges, à l'intérieur de la musette ou du sac alpin. Par précaution, on peut en renouveler l'eau en cours de route.

Rien qu'une survivance de quelques jours en vue d'un triage minutieux et, à plus forte raison, l'élevage de longue durée des Éphémères torrenticoles, réclament une installation subvenant à leur forte consommation d'oxygène. A cet effet, on a recours à deux moyens : l'eau courante ou le barbotage de l'air. L'installation montée à la Station Zoologique de Sinaïa, où j'ai fait mes élevages d'Éphémères, met en œuvre les deux procédés. Une table de 2 m. 50 $\times$ 0 m. 50, légèrement inclinée en longueur, est placée au dehors entre trois pans de mur, protégée par l'avant-toit, et indirectement éclairée par le soleil levant. Elle est entièrement couverte d'un plateau en zinc à rebord, muni du côté le plus bas d'un tuyau d'écoulement, en rapport avec la canalisation. Deux conduites parallèles, dont l'une d'eau et l'autre d'air, pourvues chacune d'une dizaine de robinets, également espacés entre eux, sont fixées sur le mur, à une trentaine de centimètres au-dessus de la table. L'eau courante a pendant la belle saison, une température de 12° C environ. L'air est fourni par une pompe aspirante et foulante « K. D. A. » (fabrication de Kindel et Stessel, Berlin) à deux corps, branchée sur la conduite d'eau. Des tubes de verre, attachés aux robinets par des raccords en caoutchouc, envoient l'eau et l'air aux cristallisoirs posés sur le plateau de zinc. Ces cristallisoirs ronds, de 22 cm. de diamètre sur 8 cm. de haut, portent vers la mi-hauteur de leur paroi latérale, un orifice qui assure l'écoulement de l'eau. Dans cet orifice de 11 mm. de diamètre, un court tube coudé est fixé à l'aide d'un manchon en caoutchouc, de manière que sa branche extérieure au cristallisoir descende verticalement et que sa branche interne soit transverse; le bout évasé de cette dernière est couvert d'un fin treillis en laiton, empêchant les Éphémères de s'échapper.

Les nymphes récoltées sont réparties dans ces cristallisoirs, à moitié remplis d'eau, garnis de cailloux et recouverts avec de la gaze montée sur des cercles en fil de fer épais. Chaque cristallisoir reçoit l'air et l'eau par les deux tubes que l'on fait passer à travers le couvercle de gaze pour toucher le fond, du côté opposé au tube coudé fonctionnant comme un trop-plein. Les Éphémères trouvent une nourriture suffisante, en grattant de leurs pièces buccales la couverture de Diatomées et d'autres Algues, qu'offrent les galets apportés des ruisseaux du voisinage. Le couvercle de gaze, maintenu par une plaque de verre posée en dessus, outre qu'il préserve les nymphes contre l'infection par les Saprologniées, retient les adultes éclos et leur permet de s'y réfugier. Afin d'éviter que ces derniers se noient, l'eau ne doit pas dépasser la mi-hauteur du cristallisoir, ce qui assure d'ailleurs un barbotage plus

actif de l'air. La lumière directe du soleil nuit à l'élevage; celui-ci ne réussit non plus dans la demi-obscurité d'une pièce, malgré la fraîcheur. Les Éphémères étant très fragiles aux managements, on les prend à la pipette ou avec une petite passoire presque plate.

Tout en rendant possible l'emploi séparé ou simultané de l'eau courante et du barbotage d'air, cette installation n'est pas exempte d'inconvénients à la longue. L'eau courante fait déposer des bulles d'air de plus en plus nombreuses à l'intérieur des cristallisoirs; les nymphes d'Éphémères avalent cet air qui leur distend l'intestin d'abord et l'hémocoèle ensuite, les obligeant à flotter à la surface de l'eau, jusqu'à ce qu'elles y meurent. Cet accident ne se produit jamais, si l'on fait seulement barboter l'air, en arrêtant le courant d'eau. En revanche, on se heurte alors à l'échauffement progressif de l'eau sous l'influence de la température extérieure. On peut y remédier partiellement, en changeant l'eau deux ou trois fois par jour.

En somme, l'eau courante est indiquée pour la conservation des matériaux en vrac durant quelques jours nécessaires au triage. Par contre, s'il s'agit d'élever pendant des semaines ou des mois, des individus déterminés, il faut se servir de la seule aération par barbotage, grâce à laquelle les Éphémères peuvent supporter une température au-dessus de 20° C, qui serait mortelle dans des cristallisoirs non aérés. Le second régime convient particulièrement bien aux *Heptagenia* qui muent et se développent normalement. On pourrait améliorer ces conditions d'élevage en employant une pompe à air électrique à la place de celle hydraulique et en déposant les cristallisoirs dans un large bain d'eau courante, ce qui aiderait au maintien d'une température relativement basse.

Des indications d'ordre tout à fait général en vue de l'élevage des Éphémères, se trouvent dans ULMER (1923), HEIKERTINGER (1925) et GROS (1925 b).

§ 2. — Développement des Éphémères indemnes

I. — GÉNÉRALITÉS

Pour mieux saisir les caractéristiques du développement des Éphémères pourvues d'un *Symbiocladius*, il convient d'examiner auparavant le développement des espèces-hôtes à l'état normal. Les Éphémères présentent une évolution postembryonnaire hémimétabolique, faite de transformations graduelles et longues, que l'on peut opposer au processus holométabolique, auquel obéit le développement du Chironomide ectoparasite. Voici d'après les données bibliographiques, un aperçu du cycle

évolutif des Éphémères, notamment d'un représentant des Ecdyonurides¹.

Les œufs pondus dans l'eau par la femelle adulte fécondée, délivrent après une quinzaine de jours d'incubation, des larvules transparentes, longues de 0,5 mm., ayant une organisation très simple. Leur tête volumineuse porte dorsalement une paire d'antennes, trois ocelles et deux yeux composés, tous de la même grandeur, ainsi que du côté ventral les pièces buccales incomplètement différenciées. Suivent trois segments thoraciques, pourvus chacun d'une paire de pattes, et dix segments abdominaux, le dernier terminé par trois cerques plus longs que l'abdomen. Le stade larvulaire, caractérisé par l'absence des trachéobranches, dure moins d'une semaine. La première mue fait apparaître les ébauches initiales des trachéobranches sur les côtés des 5^e et 6^e segments abdominaux. La deuxième mue s'accompagne de l'allongement tubulaire de ces deux paires d'ébauches et de la formation des troncs trachéens; en même temps, la larve commence à se nourrir. La phase larvaire comprend environ douze mues, se succédant chaque 5 à 8 jours et amenant l'apparition progressive des sept paires de trachéobranches abdominales, qui acquièrent ensuite la forme typique de l'espèce. La naissance des ébauches alaires mésothoraciques marque le commencement de la phase nymphale, laquelle représente la partie la plus longue du développement postembryonnaire des Éphémères. La nymphe subit de nombreuses mues, ayant pour effet l'accroissement considérable de son corps et de ses fourreaux alaires. A la fin de l'évolution nymphale, d'importants changements s'opèrent en rapport avec le passage de l'Éphémère jusqu'alors aquatique, à une vie aérienne et sexuellement mûre. La subimago aux ailes déployées quitte la dernière exuvie nymphale et — stade sans homologue parmi les autres Insectes — effectue le lendemain une nouvelle mue pour aboutir à la forme imaginale, définitive. Les imagos de deux sexes mènent une courte existence autophage, s'accouplant à la faveur d'un vol nuptial.

Quelles sont nos connaissances sur le développement postembryonnaire dans les différentes familles d'Éphémères? Chez les *Baëtidae*, LUBBOCK (1863, 1866) élevant deux individus capturés de *Cloëon rufulum* (Eat.) (syn. *Cl. dimidiatum* Curt.), dont l'un du 8-IX au 14-V de l'année suivante, établit une série de vingt stades aquatiques avant celui de subimago, dans ce laps de temps de plus de huit mois; c'est au stade dix qu'apparaissent les ébauches alaires mésothoraciques, inaugurant la

1. Principalement suivant les observations de GROS (1923, 1925 a) sur *Ecdyonurus forcipula*.

phase nymphale. Le nombre des mues n'est pas indiqué avec précision, mais il est de toute façon supérieur à vingt. Mlle MURPHY (1922)¹ distingue vingt-sept stades, en comptant toutes les mues durant l'évolution complète de *Baëtis vagans* Mc. Dun., (syn. *posticatus* Walk.), qui s'accroît de 0,3 à 7,8 mm., en donnant trois générations au cours de deux ans, à Ythaca, N. Y.

Chez les *Ephemerellidae*, DÜRKEN (1923) a poursuivi l'élevage d'*Ephemerella ignita* (Poda) jusqu'au 49^e jour après l'éclosion de l'œuf, ayant noté huit mues cependant que l'Insecte passe de 0,55 à 1,935 mm. de taille. La conformation des trachéobranches est définitivement atteinte au 9^e stade, qui marquerait ainsi la fin de la phase larvaire.

Dans la famille des *Ecdyonuridae*, où rentrent les hôtes de *Symbiodiulus*, VAYSSIÈRE (1882, p. 21) divise le développement aquatique d'*Heptagenia longicauda* (*Ecdyonurus* non det.) en neuf stades, comportant chacun une à deux mues, à l'exception du 8^e, très long qui, à lui seul, implique sept à huit mues. L'apparition des ébauches alaires mésothoraciques, donc le début de la phase nymphale, remonte au 7^e stade. GROS (1923, 1925 a) décrit, figures à l'appui, l'évolution d'*Ecdyonurus forcipula* (Kollar-Pict.) venant d'éclore jusqu'à une taille de 2,8 mm. (moins les cerques), quand cette espèce acquiert des trachéobranches définitives ainsi que les premiers rudiments alaires mésothoraciques. Il délimite dix stades, alternant chacun avec une mue jusqu'au 7^e, au delà duquel chaque stade comprend deux-trois mues. Pour l'ensemble du développement postembryonnaire, le nombre des mues serait voisin de cinquante (p. 82). HSU, YIN-CHI (1935) observe chez une forme de l'Amérique du Nord, *Stenonema interpunctatum* Say., onze stades dans la formation des trachéobranches, pendant que la taille s'accroît de 0,5 à 2,6 mm.². Au Canada, IDE (1935) en considérant l'augmentation numérique des segments des cerques après chaque mue, conclut à l'existence de 40 à 45 stades dans l'évolution de *Stenonema canadense* Walk. Sur la base de modifications morphologiques diverses, il arrive à caractériser, en commençant par la larvule qui mesure 0,5 mm., douze premiers et huit derniers stades; l'apparition des ébauches alaires mésothoraciques se placerait vers le 15^e stade à partir du dernier.

1. Voir également in NEEDHAM, TRAVER, HSU (1935, p. 92).

2. NEEDHAM, TRAVER, HSU (1935, p. 59) décrivent les stades 3-12 (0,8-2,7 mm. de taille) chez *Heptagenia hebe*, ainsi que les stades 3-8 (0,75-2,2 mm. de long) chez *Iron humeralis*, deux *Ecdyonuridae* de Ithaca N. Y., observés en août et septembre.

Concernant les *Ephemeridae*, NEAVE (1932) étudie au moyen de mensurations statistiques périodiques, le développement s'étendant sur plus de deux ans, des *Hexagenia* (*occulta* Walk. et *rigida* Mc. Dun.) du Lac Winnipeg (Canada). IDE a également identifié les treize premiers et les neuf derniers stades évolutifs d'*Ephemera simulans* Walk, dont la larvule est de 0,79 mm. de long. Les ébauches alaires mésothoraciques apparaissent vers le 12^e stade compté à partir du dernier; le développement post-embryonnaire aurait 30 stades en tout.

En définitive, l'élevage complet, depuis l'œuf jusqu'à l'éclosion imaginale ne fut réalisé que pour un *Baëtidae* (Mlle MURPHY 1922) et l'on ne connaît pas encore exactement le nombre total des mues que les autres Éphémères accomplissent pendant leur évolution postembryonnaire, dont la durée varie notablement d'une famille à l'autre. Les « stades » repérés par les auteurs ne correspondent pas rigoureusement aux intervalles de deux mues consécutives, car souvent leur démarcation est liée aux changements morphologiques des cerques, trachéobranches, soies fémorales, ébauches alaires, rudiments copulateurs, etc., et de ce fait, ils peuvent englober plusieurs mues. Pour les mêmes causes, il est difficile d'assigner des limites précises aux phases larvulaire, larvaire et nymphale. Le plus rationnel me semble d'appeler larvule l'Éphémère depuis son éclosion de l'œuf jusqu'à l'apparition de ses premiers rudiments trachéobranchiaux; de la considérer comme larve tant qu'elle n'a pas acquis la forme typique de toutes ses trachéobranches; de la désigner comme nymphe dès le stade où ses ébauches alaires mésothoraciques deviennent visibles. Ce n'est que cette dernière phase qui nous intéresse au point de vue du parasitisme de *Symbiocladius*.

II. — CROISSANCE NYMPHALE

A ma connaissance, les nymphes torrenticoles d'*Heptagenia* et de *Rhithrogena* n'ont pas encore été élevées; dans la littérature, il n'existe aucune donnée sur leur développement postembryonnaire.

Mon élevage eut uniquement pour objet l'évolution nymphale de ces deux Éphémères, qui ne sont susceptibles d'être infestées par les larvules de *Symbiocladius* que durant cette dernière phase de leur développement aquatique. Dix-sept nymphes indemnes d'*H. lateralis* et dix-neuf de *Rh. semicolorata*, prises à des âges échelonnés, furent élevées en 1932 et 1933 à Sinaïa, sans que toutefois les plus jeunes d'entre elles puissent

être menées jusqu'à la métamorphose. Ne connaissant pas les débuts de l'évolution postembryonnaire des Éphémères en question, leurs stades nymphaux observés successivement en élevage, ne pourront pas être notés, en prenant pour 1^{er} celui issu de l'œuf. En entendant par stades les intervalles de deux mues consécutives, il leur sera appliqué une notation en quelque sorte à rebours, imitée d'après celle d'IDE (1935, p. 442) pour le développement de plusieurs Éphémères canadiennes. On commence par l'ultième stade nymphal (1-u) qui précède la subimago, et à travers le penultième (2-u), on remonte à des stades de plus en plus jeunes, que l'on désigne par un vocable composé de leur numéro d'ordre et du mot ultième, soit : trois-ultième (3-u), quatre-ultième (4-u)...treize-ultième (13-u) stades¹.

TABLEAU XI. — Développement en élevage de six nymphes normales d'*Heptagenia lateralis*. Abréviations : I = imago; mtn = métanotum; ptr = ptérothèque; Si = subimago; t = température; t. a. 1...4 = tergites abdominaux 1 à 4.

N ^{os}	H. ♀, 7/1933; t. eau : 12° C.					H. ♀, 1/1932; t. eau : 18° C.					H. ♀, 4/1933; t. eau : 12° C.				
	DATE DES MUES	DURÉE STADES EN JOURS	TAILLE EN mm.	PTR. SUR.		DATE DES MUES	DURÉE STADES EN JOURS	TAILLE EN mm.	PTR. SUR.		DATE DES MUES	DURÉE STADES EN JOURS	TAILLE EN mm.	PTR. SUR.	
11-u.	12 VI	6	2,5	mtn.				2,5	mtn.						
10-u.	18 VI	7	3	»		7 VII	4	3	»						
9-u.	25 VI	»	3,5	»		11 VII	3	3,3	»				3,7	mtn.	
8-u.						14 VII	4	4	t.a.1		8 VI -	8	4	t.a.1	
7-u.						18 VII		4,3	»		16 VI	6	4,5	»	
6-u.											22 VI		5	t.a.2	
	H. ♀, 2/1933; t. eau : 12° C.					H. ♂, 1/1933; t. eau : 12° C.					H. ♂, 9/1932; t. eau : 18° C.				
7-u.			4,5	t.a.1											
6-u.	9 VI	8	5	t.a.2											
5-u.	17 VI	7	6	»											
4-u.	24 VI	11	6,5	t.a.3				5	t.a.3		19 VIII				
3-u.	5 VII	8	7	»	7 VI	8	5,5	»			23 VIII	4	5,5	t.a.3	
2-u.	13 VII	7	7,5	»	15 VI	7	6	»			29 VIII	6	6,5	»	
1-u.	20 VII	11	8	t.a.4	22 VI	15	6,5	t.a.4			3 IX	5	6,5	»	
Si.	31 VII	1	8		8 VII	2	7,5				11 IX	8	7,5	t.a.4	
I	1 VIII		9		10 VII		8,5								

1. IDE emploie dans le texte anglais : « last, penult, tertult, quartult, ...nonult ».

Le tableau XI permet la reconstitution de l'évolution nymphale d'*H. lateralis*, d'après six fiches individuelles d'élevage. Les plus jeunes nymphes trouvées, ayant 2,5 mm. de taille, sont dans leur onze-ultième stade avant celui de subimago. Leurs ébauches alaires supérieures forment deux prolongements très faibles aux angles du bord postérieur du mésonotum; à l'aisselle de la partie lamellaire étroite des trachéobranches, les filaments respiratoires sont en train de poindre. La durée des stades nymphaux ultérieurs, dépend du rythme des mues; celles-ci deviennent d'autant plus espacées que la température de l'eau est plus basse et que les nymphes avancent en âge. Ainsi, à 18° C, les mues se font tous les 4 à 6 jours, alors qu'à 12° C, leur intervalle est porté à 6-8 jours¹. Une nutrition insuffisante retarde progressivement les mues, jusqu'à leur suppression complète. Dans le torrent, les nymphes muent le plus souvent vers le milieu de la journée; en élevage, les mues ont lieu à des heures variées, étant stimulées par une élévation de température, sans être contrariées par la lumière. L'ensemble des onze derniers stades nymphaux d'*H. lateralis*, s'étend sur environ 86 jours à 12° C, température voisine de celle des torrents d'origine.

D'un stade nymphal au suivant, les différences portent principalement sur la taille et les fourreaux alaires mésothoraciques, qui au fur et à mesure de leur développement, se rapprochent entre eux et couvrent en arrière des portions de plus en plus importantes du métanotum et des trois premiers tergites abdominaux (voir p. 161). Le taux d'accroissement de la taille est de 0,5 à 1 mm., entre deux stades consécutifs. S'il est nul, c'est que la nymphe est mal nourrie. Pour un stade donné, la taille varie d'après l'individu et surtout d'après le sexe, les femelles aux derniers stades nymphaux étant plus longues que les mâles. Si la tête et le mésonotum ne s'accroissent que d'une manière discontinue lors de chaque mue, en revanche, l'abdomen peut s'allonger notablement dans l'intervalle de deux mues, par écartement réciproque de ses segments. De ce fait, les fourreaux alaires couvrent moins de tergites abdominaux à la fin d'un stade, qu'à son début. Soit, par exemple, une nymphe ♀ d'*Heptagenia*, qui le 11-VII-33 mesure 6,2 mm. de long et dont les fourreaux alaires couvrent le 2^e tergite abdominal; le 14-VII, quelques heures avant de muer, ayant acquis une taille de 7,5 mm., ses fourreaux alaires n'arrivent à couvrir que le 1^{er} tergite abdominal. Une modalité de croissance analogue est mentionnée par TEISSIER (1931, p. 65) chez un Hémiptère aquatique, *Gerris lacustris*.

1. J'exclus l'ultième stade nymphal (1-u), dont il sera question à propos de la métamorphose (p. 118).

TABLEAU XII. — Développement en élevage de trois nymphes normales de *Rhithrogena semicolorata*. Abréviations : fil. tbr. = filaments des trachéobranchies; s. a. = segments abdominaux; les autres, comme pour le tableau XI.

N ^{os} STADES	<i>Rh.</i> ♀, 2/1933; t. eau : 12° C.					N ^o STADES	<i>Rh.</i> ♂, 11/1932; t. eau : 17° C.				<i>Rh.</i> ♀, 17/1932; t. eau : 17° C.			
	DATE DES MUES	DURÉE STADES EN JOURS	TAILLE EN mm.	PTR. SUR	FIL. TBR. SUR		DATE DES MUES	DURÉE STADES EN JOURS	TAILLE EN mm.	PTR. SUR	DATE DES MUES	DURÉE STADES EN JOURS	TAILLE EN mm.	PTR. SUR
13-u.			2,7	mtn.	s a 2 5	8-u.	27 V	5	5	t.a.1				
	9 VI	6	3	»	» 1-5	7-u.	1 VI	5	5,5	»				
12-u.	15 VI	7	3,5	»	» 1-6	6-u.	6 VI	7	6	»	11 VI	7	6	t.a.1
11-u.	22 VI	9	4	»	» 1-7	5-u.	13 VI	6	6,5	t.a.2	18 VI	5	6,5	t.a.2
10-u.	1 VII	10	4,5	»		4-u.	19 VI	6	7	»	23 VI	7	7	»
9-u.	11 VII	6	5	t.a.1		3-u.	25 VI	7	7,5	t.a.3	30 VI	5	7,5	t.a.3
8-u.	17 VII					2-u.	2 VII	6	8	»	5 VII	5	8,5	»
						1-u.	8 VII	9	8,5	t.a.4	10 VII	9	9	t.a.4
						Si.	17 VII				19 VII	3	9,5	

Le tableau XII retrace le développement nymphal de *Rh. semicolorata*, d'après trois fiches individuelles d'élevage. A part le fait que pour une même taille, les nymphes de *Rhithrogena* se trouvent à un stade plus précoce que celles d'*Heptagenia*, qui apparaît comme une espèce plus petite, la marche de la croissance nymphale est étroitement comparable chez ces deux Éphémères. Les mues se suivent chaque 6 à 10 jours à 12° C; elles sont plus fréquentes, chaque 5 à 7 jours, à 17° C. A partir du treize-ultième stade, l'évolution nymphale de *Rh. semicolorata* dure à 12° C, en moyenne 100 jours, jusqu'à l'éclosion de la subimago.

III. — MÉTAMORPHOSE

La métamorphose proprement dite, soit l'ensemble des transformations conduisant directement à l'état aérien capable de reproduction, intéresse successivement : l'ultième stade nymphal, la subimago et l'imago.

L'ultième stade nymphal se reconnaît à l'accroissement particulier des fourreaux alaires mésothoraciques, qui à la faveur de l'avant-dernière mue nymphale, s'étendent brusquement sur les quatre premiers tergites abdominaux et se rapprochent notablement entre eux. Dans les deux espèces considérées, c'est pendant le dernier stade nymphal que se pré-

parent l'édification de la forme externe de l'Éphémère ailée et la maturation de son appareil génital¹.

Les signes externes de la métamorphose sont très apparents chez les nymphes touchant à la fin de leur dernier stade (pl. V, fig. 31, 32). On y remarque tout d'abord, les fourreaux alaires épaissis et noircis par les futures ailes, fortement tassées et repliées à leur intérieur. Les slécrites brunâtres du thorax imaginal se dessinent sur les faces thoraciques dorsale et ventrale de la nymphe. Le pronotum et la tête de l'Éphémère adulte en se modelant, se sont rétrécis sous la peau nymphale, qui présente à ce niveau une large bordure vide et transparente. Les yeux composés, devenus très noirs, sont particulièrement proéminents chez les nymphes mâles. Sur la face inférieure de la tête, deux bouchons bruns apparus à la base des palpes labiaux, indiquent l'entrée en régression des pièces buccales nymphales. En arrière, l'abdomen sensiblement bruni et rétréci, montre ventralement les rudiments foncés des gonopodes chez les individus mâles et de la fente vulvaire chez les femelles. Les deux cerques latéraux, qui seuls sont transmis à l'imago, tranchent en brun sombre à côté du cerque médian, demeuré pâle parce que caduc. Les pattes antérieures brunissent notablement chez *Heptagenia*, moins chez *Rhithrogena*. Tous les fémurs offrent une bordure chitineuse transparente, due à la rétraction des pattes adultes à l'intérieur de celles de la nymphe. Enfin, à travers les tarses nymphaux indivis, on aperçoit les articles tarsiens, terminés par les ongles, de la forme ailée.

Le dernier stade nymphal dure plus longtemps que les stades antérieurs. A 12° C, il compte ordinairement 10-11 jours chez les deux Ephémères en question : à 17-18° C, sa durée est de 7-8 jours pour *Heptagenia*, de 8-9 jours pour *Rhithrogena*.

Voici les principaux moments de la métamorphose à 18° C, d'une *H. lateralis*, élevée à Sinaïa (N°3/1932) :

- 17-VIII. — Nymphe ♂, taille 6 mm., fourreaux alaires couvrant les deux premiers tergites abdominaux.
- 18-VIII, 11 h. 40'. — Accomplissant son avant-dernière mue, la nymphe entre dans son ultime stade; taille portée à 6,5 mm., fourreaux alaires couvrant les quatre premiers tergites abdominaux entièrement.
- 20-VIII. — Fourreaux alaires d'aspect membraneux.
- 23-VIII, 11 h. — Fourreaux alaires épaissis, de coloration moutarde; pattes antérieures et cerques latéraux brunis; tête et pronotum avec une bordure transparente; bouchon de détritits à l'anus.

1. Pour ce dernier, voir page 171.

- 24-VIII, 9 h. 30'. — Fourreaux alaires noircis; yeux composés bombés et noirs; fémurs décollés sous la peau nymphale; corps de teinte foncée. Taille 7 mm., fourreaux alaires ne couvrant qu'une partie du 4^e tergite abdominal.
- 25-VIII, 11 h. — Grâce à l'air déposé sous son tégument, la nymphe d'un noir argenté, flotte à la surface; ses trachéobranches continuent à battre.
- 12 h. — Éclosion de la subimago.
- 26-VIII, 19 h. 30'. — Éclosion de l'imago.

Les caractères de métamorphose apparaissent dans le même ordre chez *Rh. semicolorata*, exemple le n° 4/1933, observé à 12° C :

- 4-VI. — Nymphe ♀, taille 8 mm., fourreaux alaires couvrant les deux premiers tergites abdominaux.
- 9-VI, 10 h. — Venant de faire son avant-dernière mue, la nymphe passe dans son ultime stade; taille 8,7 mm., fourreaux alaires couvrant les quatre premiers tergites abdominaux.
- 11-VI. — Fourreaux alaires encore minces.
- 15-VI. — Fourreaux alaires épaissis, de coloration moutarde; cerques latéraux brunis proximement; palpes labiaux fonctionnels, brossant la pierre.
- 17-VI. — Fourreaux alaires plus épaissis et grisâtres; brunissement avancé des cerques latéraux; palpes labiaux inertes avec un bouchon brun à leurs bases; rétraction de la tête et du pronotum subimaginaux; rejet définitif du tube péritrophique.
- 18-VI, 10 h. — Fourreaux alaires noircis; corps d'un brun sombre; pattes antérieures légèrement brunies; tous les fémurs rétrécis, avec une bordure transparente. Taille 9 mm., fourreaux alaires ne s'étendant que sur une partie du 4^e tergite abdominal.
- 19-VI, 15 h. 30'. — Corps d'un brun argenté, à cause de l'air déposé sous le tégument nymphal.
- 16 h. — Éclosion de la subimago.
- 22-VI, 11 h. — Éclosion de l'imago.

Dans les deux espèces étudiées, la dernière mue nymphale s'opère à la surface de l'eau, où la subimago s'échappe en moins d'une minute. Le revêtement nymphal se fend comme dans les mues précédentes (p. 106), avec la différence que la rupture médio-dorsale de la suture en T, parcourt, cette fois, le métanctum. Au moment de l'éclosion subimaginale, c'est le thorax qui émerge d'abord; les ailes se déploient dès qu'elles sont retirées de la ptérothèque; les cerques glissent en dernier lieu au dehors. La dernière exuvie nymphale garde les trachéobranches, le cerque médian et l'appareil buccal, organes faisant défaut à l'Éphé-

mère ailée. L'heure de l'éclosion correspond à une augmentation de la température ambiante, de même que pour les *Symbiocladius* adultes (p. 105).

Contrairement aux nymphes aquatiques, les deux stades aériens présentent un phototropisme positif très accusé. Tout en pouvant voler, les subimagos se tiennent presque immobiles dans leur abri. Le stade subimaginal dure 1-2 jours chez *Heptagenia* et habituellement 3 jours chez *Rhithrogena*. La dernière mue du cycle et la seule hors de l'eau, livre passage à l'imago, qui laisse derrière elle une exuvie grise, ratatinée, ouverte sur la face dorsale de la tête et du thorax. Les ailes enfumées de la subimago, après avoir mué en même temps que le reste du corps, deviennent parfaitement hyalines chez l'imago. En captivité, les imagos d'*H. lateralis* meurent sans s'accoupler, au bout de 4-5 jours. *Rh. semicolorata*, dont l'existence subimaginale est plus longue, vit par contre, un peu moins à l'état d'imago, soit 3-4 jours.

§ 3. — Développement corrélatif de l'ectoparasite et de son hôte

CLAASSEN (1922, p. 399) dit n'avoir observé aucune relation entre l'âge du Chironomide et celui de l'Éphémère. Pour DORIER (1926 a), le cycle du premier serait réglé sur celui de la seconde, de manière que l'éclosion du parasite devançât toujours celle de l'hôte, qui d'ailleurs poursuivrait normalement son évolution. Ces assertions furent avancées sans que les auteurs en question aient fait l'élevage des Éphémères parasitées.

Aux époques où s'opère la contamination, on rencontre les larves primaires de *Symbiocladius* installées sur des hôtes à tous les stades de leur développement nymphal. De si notables différences de taille entre les Éphémères infestées, n'entraînent-elles aucune conséquence pour l'évolution ultérieure de l'ectoparasite? Les hôtes eux-mêmes étant en voie de croissance, quelle sera l'allure de leur développement après contamination? Y a-t-il des rapports déterminés entre les cycles évolutifs de ces deux Insectes en présence?

J'ai répondu à ces questions dans une note préliminaire (CODREANU 1934), renfermant les principaux résultats fournis par l'élevage des Éphémères porteuses de *Symbiocladius*, résultats dont je vais exposer maintenant les détails.

I. — PRÉSENTATION DES CAS ÉLEVÉS

Sur 20 nymphes parasitées d'*H. lateralis* et 18 de *Rh. semicolorata* mises en élevage pendant les étés 1932 et 1933 à Sinaïa, j'ai obtenu le

développement complet du Chironomide, dans 11 cas pour le premier hôte et 3 cas seulement pour le second. Ces 14 sujets furent suivis individuellement jour par jour, jusqu'à la mort de l'Éphémère, après l'éclosion du *Symbiocladius* adulte. Leur histoire est résumée dans ce qui suit, sous les numéros 1 à 10 pour les *Heptagenia* et 13 à 15 pour les *Rhithrogena*, à l'exclusion de l'*Heptagenia* n° 11, traitée ultérieurement (§ 5, p. 148). Les 11 nymphes d'*Heptagenia*, porteuses d'un *Symbiocladius* au I^{er} stade larvaire, furent choisies de manière à présenter une variation de taille de 2,5 à 6 mm. (cerques non compris), lors de leur mise en élevage. Elles sont énumérées ci-après dans l'ordre croissant de cette taille initiale et forment de la sorte une série allant graduellement des nymphes les plus précocement (N^{os} 1 à 4) jusqu'aux plus tardivement contaminées (N^{os} 7 à 11); en effet, plus la taille est petite, plus elle correspond à un plus jeune stade nymphal et plus le nombre ultérieur des mues sera élevé. Les *Heptagenia* n^{os} 5-6 méritent une mention particulière du fait que chez elles, à un premier parasite arrivé au II^e stade larvaire environ, il s'est substitué une larvule surnuméraire qui s'est complètement développée par la suite (voir également p. 82). Quant aux 3 *Rhithrogena* considérées, ce sont des exemplaires infestés de bonne heure.

La relation de chaque cas d'élevage est conçue de manière à mettre en évidence l'ordre selon lequel alternent les mues qui marquent les stades successifs du développement de l'hôte et de son parasite. Pour les différents stades nymphaux des Éphémères parasitées, j'ai employé la notation à rebours à partir de la subimago : ultime (1-u), pénultième (2-u) ...neuf-ultime (9-u) stade, comme pour l'évolution nymphale des Éphémères normales (p. 116). L'homologie qui en résulte, sera justifiée au cours du présent chapitre. Tous les sujets furent élevés dans une eau ayant une température moyenne de 16° à 18° C à l'aide d'une installation d'aération par barbotage « K. D. A. ».

1° 1932. — *H. lateralis*

- 19-V. — Mise en élevage : *Heptagenia*, nymphe ♀, 8-u. stade; avec *Symbiocladius*, larve stade I.
- 24-V. — Mue de l'hôte, qui passe au 7-u. stade.
- 29-V. — Mue de l'hôte : 6-u. stade, taille 4 mm., ptérothèque sur tergite abdominal 1.
- 3-VI. — Mue de l'hôte : 5-u. stade, taille 4,5 mm., ptérothèque sur 1/5 terg. abd. 2.
- 7-VI. — Mue du parasite qui passe au II^e stade larvaire.

- 8-VI. — Mue de l'hôte : 4-u. stade, taille 4,5 mm., ptérothèque sur 1/4 terg. abd. 2.
 15-VI. — Mue de l'hôte : 3-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 2.
 18-VI. — *Mue du parasite : larve stade III.*
 21-VI. — Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 5,5 mm., ptérothèque *idem.*
 26-VI. — *Mue du parasite, qui entre dans son IV^e stade larvaire.*
 27-VI. — *Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u);* taille 6 mm., ptérothèque sur terg. abd. 2 complètement.
 6-VII. — Passage du parasite au stade de nymphe.
 9-VII. — Éclosion *Symbiocladius* imago ♀.
 9-VII. — La nymphe-hôte pourvue du sac vide du parasite et *présentant de faibles indices de métamorphose, meurt dans une mue abortive.*

2^o 1932. — *H. lateralis*

- 19-V. — Mise en élevage : *Heptagenia*, nymphe ♀, 7-u. stade; avec *Symbiocladius*, larve stade I.
 24-V. — Mue de l'hôte, qui passe au 6-u. stade.
 29-V. — Mue de l'hôte : 5-u. stade, *taille 4,5 mm.*, ptérothèque sur terg. abd. 1.
 31-V. — *Mue du parasite, qui passe au II^e stade larvaire.*
 3-VI. — Mue de l'hôte : 4-u. stade, taille 4,5 mm., ptérothèque *idem.*
 6-VI. — *Mue du parasite : larve stade III.*
 8-VI. — Mue de l'hôte : 3-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque *idem.*
 15-VI. — Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 5,5 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 2.
 19-VI. — *Mue du parasite, qui entre dans son IV^e stade larvaire.*
 21-VI. — *Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u);* taille 6 mm., ptérothèque sur 1/3 terg. abd. 3.
 29-VI. — Passage du parasite au stade de nymphe.
 2-VII. — Éclosion *Symbiocladius* imago ♂.
 2-VII. — La nymphe d'*Heptagenia* portant le sac vide du parasite, meurt accidentellement avant terme.

3^o 1932. — *H. lateralis*

- 5-VII. — Mise en élevage : *Heptagenia*, nymphe ♂, 7-u. stade, taille 2,5 mm., ptérothèque sur 1/2 métanotum; avec *Symbiocladius*, larve stade I.
 7-VII. — Mue de l'hôte, qui passe au 6-u. stade, taille 3 mm., ptérothèque sur métanotum.
 11-VII. — Mue de l'hôte : 5-u. stade, taille 3,5 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 1.
 14-VII. — Mue de l'hôte : 4-u. stade, taille 3,5 mm., ptérothèque sur terg. abd. 1 complètement.
 18-VII. — Mue de l'hôte : 3-u. stade, *taille 4,4 mm.*, ptérothèque *idem.*
 20-VII. — *Mue du parasite, qui passe au II^e stade larvaire.*
 22-VII. — Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 4,7 mm., ptérothèque *idem.*
 23-VII. — *Mue du parasite : larve stade III.*

- 27-VII. — *Mue du parasite, qui entre dans son IV^e stade larvaire.*
 27-VII. — *Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 5 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 2.*
 5-VIII. — *Passage du parasite au stade de nymphe.*
 9-VIII. — *Éclosion Symbiocladius imago ♂.*
 16-VIII. — *La nymphe-hôte pourvue du sac vide du parasite, meurt en présentant de faibles indices de métamorphose.*

4^o 1932. — *H. lateralis*

- 20-VI. — *Mise en élevage : Heptagenia, nymphe ♀, 6-u. stade, taille 3 mm., ptérothèque sur 1/2 métanotum; avec Symbiocladius, larve stade I.*
 25-VI. — *Mue de l'hôte, qui passe au 5-u. stade, taille 3,5 mm., ptérothèque sur métanotum complètement.*
 30-VI. — *Mue de l'hôte : 4-u. stade, taille 4 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 1.*
 3-VII. — *Mue du parasite, qui passe au II^e stade larvaire.*
 5-VII. — *Mue de l'hôte : 3-u. stade, taille 4,5 mm., ptérothèque sur terg. abd. 1 complètement.*
 8-VII. — *Mue du parasite : larve stade III.*
 8-VII. — *Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque idem.*
 12-VII. — *Mue du parasite qui entre dans son IV^e stade larvaire.*
 12-VII. — *Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 5,5 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 2.*
 19-VII. — *Passage du parasite au stade de nymphe.*
 22-VII. — *Éclosion Symbiocladius imago ♀.*
 24-VII. — *Mort de la nymphe d'Heptagenia portant le sac vide du parasite.*

5^o 1932. — *H. lateralis*

- 5-VII. — *Mise en élevage : Heptagenia, nymphe ♂, 4-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 2; avec : 1^o Symbiocladius, larve stade I, yeux déplacés prothorax, sous la ptérothèque; 2^o Symbiocladius, larvule surnuméraire, entre les deux premières trachéobranches gauches.*
 7-VII. — *Mue du parasite principal, qui passe au II^e stade larvaire.*
 8-VII. — *La larvule surnuméraire s'est substituée au parasite principal trouvé mort.*
 10-VII. — *Mue de l'hôte, qui passe au 3-u. stade, taille 5,2 mm., ptérothèque idem.*
 13-VII. — *Mue du parasite secondairement installé, qui passe au II^e stade larvaire.*
 15-VII. — *Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 5,5 mm., ptérothèque idem.*
 16-VII. — *Mue du parasite : larve stade III.*
 18-VII. — *Mue du parasite, qui entre dans son IV^e stade larvaire.*
 20-VII. — *Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 6 mm., ptérothèque sur terg. abd. 2.*
 26-VII. — *Passage du parasite au stade de nymphe.*
 29-VII. — *Éclosion Symbiocladius imago ♂.*
 29-VII. — *La nymphe d'Heptagenia portant le sac vide du parasite, meurt accidentellement avant terme.*

6° 1932. — *H. lateralis*

- 22-VI. — Mise en élevage : *Heptagenia*, nymphe ♀, 4-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque sur terg. abd. 1; avec *Symbiocladius*, larve stade I.
- 27-VI. — Mue de l'hôte, qui passe au 3-u. stade, taille 5,5 mm., ptérothèque *idem*.
- 27-VI. — Présence d'un *Symbiocladius* surnuméraire entre la 2^e et la 3^e trachéobranches gauches.
- 28-VI. — La larvule surnuméraire s'est substituée au parasite principal, trouvé mort les yeux dans le thorax, donc à la veille de sa première mue.
- 2-VII. — Mue du parasite secondairement installé, qui passe au II^e stade larvaire.
- 3-VII. — Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 6 mm., ptérothèque *idem*.
- 6-VII. — Mue du parasite : larve stade III.
- 8-VII. — Mue du parasite, qui entre dans son IV^e stade larvaire.
- 8-VII. — Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 6,5 mm., ptérothèque sur terg. abd. 2.
- 16-VII. — Passage du parasite au stade de nymphe.
- 19-VII. — Éclosion *Symbiocladius* imago ♂.
- 22-VII. — La nymphe-hôte pourvue du sac vide du parasite et présentant de faibles indices de métamorphose, meurt dans une mue abortive.

7° 1932. — *H. lateralis*

- 5-VII. — Mise en élevage : *Heptagenia*, nymphe ♀, 4-u. stade, taille 5,5 mm., ptérothèque sur terg. abd. 1; avec *Symbiocladius* larve stade I.
- 9-VII. — Mue du parasite, qui passe au II^e stade larvaire.
- 10-VII. — Mue de l'hôte : 3-u. stade, taille 6 mm., ptérothèque *idem*.
- 12-VII. — Mue du parasite : larve stade III.
- 14-VII. — Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 7 mm., ptérothèque *idem*.
- 17-VII. — Mue du parasite, qui entre dans son IV^e stade larvaire.
- 18-VII. — Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 7,7 mm., ptérothèque sur terg. abd. 2.
- 25-VII. — Passage du parasite au stade de nymphe.
- 29-VII. — Éclosion *Symbiocladius* imago ♀.
- 29-VII. — La nymphe d'*Heptagenia* portant le sac vide du parasite, meurt accidentellement avant terme.

8° 1932. — *H. lateralis*

- 20-VI. — Mise en élevage : *Heptagenia*, nymphe ♀, 4-u. stade, taille 6 mm., ptérothèque sur terg. abd. 2; avec *Symbiocladius* larve stade I.
- 22-VI. — Mue de l'hôte, qui passe au 3-u. stade, taille 6 mm., ptérothèque sur 1/3 terg. abd. 3.
- 26-VI. — Mue du parasite qui passe au II^e stade larvaire.
- 29-VI. — Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 6,5 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd 3.
- 30-VI. — Mue du parasite : larve stade III.

- 3-VII. — Mue du parasite qui entre dans son IV^e stade larvaire.
 4-VII. — Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 7 mm., ptérothèque sur terg. abd. 3.
 11-VII. — Passage du parasite au stade de nymphe.
 14-VII. — Éclosion *Symbiocladius* imago ♂.
 18-VII. — La nymphe-hôte pourvue du sac vide du parasite, meurt en présentant de faibles indices de métamorphose.

9^o 1932. — *H. lateralis*

- 22-VI. — Mise en élevage : *Heptagenia*, nymphe ♂, 3-u. stade, taille 6 mm., ptérothèque sur 1/3 terg. abd. 3; avec *Symbiocladius*, larve stade I.
 26-VI. — Mue du parasite, qui passe au II^e stade larvaire.
 29-VI. — Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 7 mm., ptérothèque *idem*.
 30-VI. — Mue du parasite : larve stade III.
 3-VII. — Mue du parasite qui entre dans son IV^e stade larvaire.
 5-VII. — Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 7 mm., ptérothèque sur 1/4 terg. abd. 4.
 11-VII. — Passage du parasite au stade de nymphe.
 15-VII. — Éclosion *Symbiocladius* imago ♀.
 18-VII. — La nymphe-hôte pourvue du sac vide du parasite, et présentant de faibles indices de métamorphose, meurt dans une mue abortive.

10^o 1932. — *H. lateralis*

- 5-VII. — Mise en élevage : *Heptagenia*, nymphe ♀, 3-u. stade, taille 6 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 2; avec *Symbiocladius*, larve stade I.
 8-VII. — Mue du parasite qui passe au II^e stade larvaire.
 10-VII. — Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 6,5 mm., ptérothèque sur terg. abd. 2 complètement.
 11-VII. — Mue du parasite : larve stade III.
 14-VII. — Mue du parasite qui entre dans son IV^e stade larvaire.
 15-VII. — Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 7 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 3.
 21-VII. — Passage du parasite au stade de nymphe.
 25-VII. — Éclosion *Symbiocladius* imago ♂.
 29-VII. — La nymphe-hôte, pourvue du sac vide du parasite et présentant de faibles indices de métamorphose, meurt dans une mue abortive.

13^o 1932. — *Rh. semicolorata*

- 5-VI. — Mise en élevage : *Rhiithrogena*, nymphe ♂, 9-u. stade; avec *Symbiocladius*, larve stade I.
 8-VI. — Mue de l'hôte, qui passe au 8-u. stade, taille 4 mm., ptérothèque sur métanotum.
 16-VI. — Mue de l'hôte : 7-u. stade, taille 4,5 mm., ptérothèque *idem*.
 21-VI. — Mue de l'hôte : 6-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque *idem*.

- 25-VI. — *Mue du parasite qui passe au II^e stade larvaire.*
 26-VI. — *Mue de l'hôte : 5-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque idem.*
 2-VII. — *Mue de l'hôte : 4-u. stade, taille 5,5 mm., ptérothèque sur 1/3 terg. abd. 1.*
 7-VII. — *Mue de l'hôte : 3-u. stade, taille 5,5 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 1.*
 8-VII. — *Mue du parasite : larve stade III.*
 11-VII. — *Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 5,5 mm., ptérothèque idem.*
 15-VII. — *Mue du parasite qui entre dans son IV^e stade larvaire.*
 16-VII. — *Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 6 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 2.*
 23-VII. — *Passage du parasite au stade de nymphe.*
 28-VII. — *Éclosion Symbiocladius imago ♂.*
 4-VIII. — *Mort de la nymphe de Rhithrogena, portant le sac vide du parasite.*

14° 1932. — *Rh. semicolorata*

- 5-VI. — *Mise en élevage : Rhithrogena, nymphe ♀, 7-u. stade; avec Symbiocladius, larve stade I.*
 9-VI. — *Mue de l'hôte qui passe au 6-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque sur métanotum.*
 15-VI. — *Mue du parasite qui passe au II^e stade larvaire.*
 17-VI. — *Mue de l'hôte : 5-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque idem.*
 22-VI. — *Mue de l'hôte : 4-u. stade, taille 5,5 mm., ptérothèque sur 1/3 terg. abd. 1.*
 25-VI. — *Mue du parasite : larve stade III.*
 28-VI. — *Mue de l'hôte : 3-u. stade, taille 6 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 1.*
 4-VII. — *Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 6,5 mm., ptérothèque sur terg. abd. 1 complètement.*
 7-VII. — *Mue du parasite qui entre dans son IV^e stade larvaire.*
 8-VII. — *Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 6,5 mm. ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 2.*
 15-VII. — *Passage du parasite au stade de nymphe.*
 19-VII. — *Éclosion Symbiocladius imago ♀.*
 25-VII. — *Mort de la nymphe-hôte, pourvue du sac vide du parasite et présentant de faibles indices de métamorphose.*

15° 1932. — *Rh. semicolorata*

- 8-VI. — *Mise en élevage : Rhithrogena, nymphe ♂, 6-u. stade, taille 4,5 mm., ptérothèque sur métanotum; avec Symbiocladius, larve stade I.*
 14-VI. — *Mue de l'hôte : 5-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque sur 1/2 terg. abd. 1.*
 18-VI. — *Mue du parasite qui passe au II^e stade larvaire.*
 20-VI. — *Mue de l'hôte : 4-u. stade, taille 5 mm., ptérothèque idem.*
 25-VI. — *Mue du parasite : larve stade III.*
 25-VI. — *Mue de l'hôte : 3-u. stade, taille 6 mm., ptérothèque idem.*
 1-VII. — *Mue de l'hôte : 2-u. stade, taille 6 mm., ptérothèque idem.*
 3-VII. — *Mue du parasite qui entre dans son IV^e stade larvaire.*
 6-VII. — *Dernière mue effective de l'hôte, le conduisant dans son ultime stade nymphal (1-u); taille 6,5 mm., ptérothèque sur 1/3 terg. abd. 2.*

12-VII. — Passage du parasite au stade de nymphe.

15-VII. — Éclosion *Symbiocladius* imago ♀.

17-VII. — Mort de la nymphe de *Rhithrogena*, portant le sac vide du parasite.

II. — INTERPRÉTATION DES DONNÉES D'ÉLEVAGE

a) *Durée du développement parasitaire de Symbiocladius*. — Le tableau XIII nous permet de lire comparativement la durée des stades successifs du développement postembryonnaire de l'ectoparasite dans la série des cas obtenus en élevage. Il est à remarquer tout d'abord, que la durée totale du cycle varie notablement avec le moment de la prise de possession de l'hôte : elle est de 32-51 jours si la contamination est précoce (N^{os} 1-4) et pas plus de 20-23 jours si celle-ci est, par contre, tardive (N^{os} 5-10). Sur les *Rhithrogena* (N^{os} 13-15) infestées de bonne heure, *Symbiocladius* fait son évolution complète en 37-53 jours, chiffres comparables au premier cas distingué ci-dessus. Ces données d'élevage s'accordent en général avec nos connaissances sur la succession des générations d'été du Chironomide parasite dans la nature (p. 31).

TABLEAU XIII. — Durée du développement de l'ectoparasite suivant la taille de ses deux hôtes, en élevage.

<i>Heptagenia lateralis</i>								<i>Symbiocladius rhithrogenae</i>							
N ^{os}	SEXE	TAILLE INITIALE EN mm.	STADE INITIAL	NOMBRE DE MUES AVANT II ^e STADE PARASITE	TAILLE EN mm. LORS DU II ^e STADE PARASITE	NOMBRE DE MUES APRÈS II ^e STADE PARASITE	TAILLE FINALE EN mm.	SEXE	DURÉE EN JOURS DES STADES LARVAIRES				DURÉE EN JOURS		
									I	II	III	IV	STADE NYMPHAL	DÉBUT LARVE II A L'IMAGO	DÉVELOP. ENTIER
1	♂		8-u.	3	4,5	4	6	♂	19	11	8	10	3	32	51
2			7-u.	2	4,5	4	6	♀	12	6	13	10	3	32	44
3	♀	2,5	7-u.	4	4,5	2	5	♀	15	3	4	9	4	2)	35
4	♂	3	6-u.	2	4-4,5	3	5,5	♂	13	5	4	7	3	19	32
5	♀	5	4-u.	0	5-5,5	2	6	♀	5	3	2	8	3	16	21
6	♂	5	4-u.	1	5,5-6	2	6,5	♂	4	4	2	8	3	17	21
7	♂	5,5	4-u.	0	5,5-6	3	7,7	♂	4	3	5	8	4	19	23
8		6	4-u.	1	6-6,5	2	7	♂	6	4	3	8	3	18	24
9	♀	6	3-u.	0	6,5	2	7	♀	4	4	3	8	4	19	23
10	♀	6	3-u.	0	6-6,5	2	7	♀	3	3	3	7	4	17	20
<i>Rhithrogena semicolorata</i>															
13	♂	4	9-u.	3	5	5	6	♂	20	13	7	8	5	33	53
14	♂	5	7-u.	1	5	5	6,5	♂	10	10	12	8	4	34	44
15	♀	4,5	6-u.	1	5	4	6,5	♀	10	7	8	9	3	27	37

En considérant la durée de chaque stade à part, on trouve¹ : 3-4 jours de vie nymphale ; 7-10 jours, le plus souvent 8, pour le IV^e stade larvaire ; 2-3-5 jours, mais parfois aussi 7-13, pour chacun des stades larvaires III et II ; enfin, 4-6 jours pour le I^{er} stade larvaire sur les hôtes contaminés tard et d'autre part, 10-20 jours sur ceux parasités tôt. Il est clair que la durée de la phase nymphale et celle du IV^e stade larvaire sont indépendantes de l'âge où l'Éphémère fut infestée, facteur qui en revanche, peut influencer sur la durée des stades larvaires III et II, et qui décide toujours de la longueur du stade I. C'est donc la durée du I^{er} stade larvaire qui fait principalement varier la durée totale du développement de l'ectoparasite en fonction du moment de la contamination de l'hôte. La preuve est, qu'en retranchant la durée du stade I de celle du cycle entier, on obtient (N^{os} 3-10) une valeur stable de 16-20 jours pour tout le reste de l'évolution parasitaire.

Comme les parasites étaient déjà en place quand ils furent récoltés, la durée de leur I^{er} stade larvaire est, en réalité, supérieure aux chiffres établis en élevage. Mais je ne pense pas, qu'il faudrait additionner ceux-ci de plus d'une huitaine de jours, soit l'équivalent d'un stade nymphal de l'Éphémère, intervalle largement suffisant à l'installation de la forme infestante. D'ailleurs sur les *Heptagenia* n^{os} 5 et 6 où la durée du stade I est comptée depuis la fixation de la larvule surnuméraire sous les fourreaux alaires, les chiffres trouvés ne s'écartent point de ceux concernant les hôtes n^{os} 7-10, dont le moment de la contamination m'échappe.

b) *Taille de l'hôte, critique pour le passage du parasite au II^e stade larvaire.* — Si la durée du I^{er} stade larvaire de *Symbiocladius* est d'autant plus longue que l'Éphémère est infestée à un âge plus précoce, quelles sont alors les conditions que doit remplir la nymphe-hôte pour que son ectoparasite puisse passer dans son II^e stade larvaire ?

Pour faciliter la réponse, comparons (fig. XVI, A-B) les deux graphiques représentant le développement de deux *Symbiocladius* de la même génération sur les *Heptagenia* n^{os} 3 et 10, récoltées ensemble le 5-VII-1932 et élevées dans le même cristalliseur. Ces Éphémères réalisent le plus fort contraste d'âge parmi les cas obtenus en élevage, la première ne mesurant que 2,5 mm. (7-u stade), tandis que la seconde avait 6 mm. de taille (3-u stade) au début de l'observation. En trois jours, l'ectoparasite

1. Chez *Chironomus gregarius*, espèce libre, PAUSE (1919, p. 364) note à 15-18° C, une durée de 11 jours pour chacun des stades larvaires I et II, de 14 jours pour chacun des stades III et IV, enfin de 24 heures pour la nymphe.

mue pour passer au II^e stade larvaire sur l'hôte d'âge avancé; par contre, il lui faut 15 jours pour aboutir au stade II sur la très jeune *Heptagenia*, laquelle subit 4 mues dans cet intervalle, lui permettant d'atteindre une taille de 4,5 mm.

En parcourant maintenant, d'après le tableau XIII, toute la série des sujets élevés, on voit que le I^{er} stade larvaire du Chironomide se prolonge

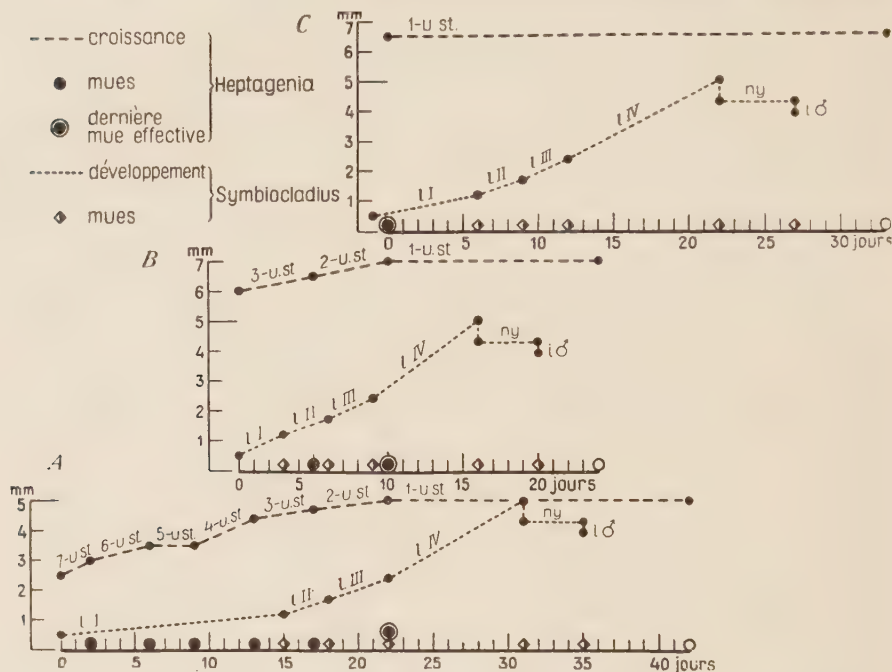


FIG. XVI. Représentation graphique du développement corrélatif de *Symbiocladius* et de son hôte, en élevage; A, *Heptagenia* n° 3, infestation précoce à 2,5 mm. de taille (p. 123); B, *Heptagenia* n° 10, infestation tardive à 6 mm. de taille (p. 126); C, *Heptagenia* n° 11, infestation très tardive, à la veille de son dernier stade nymphal (p. 148). Développement de l'ectoparasite exprimé d'après les données de la croissance linéaire moyenne (p. 40); i, éclosion imaginaire; I-IV, stades larvaires I-IV de *Symbiocladius*; ny, nymphe; 1-u. st.-7-u. st, stades nymphaux d'*Heptagenia*, comptés à partir de l'ultième, selon la notation d'IDR.

toujours jusqu'à ce que les *Heptagenia* contaminées de bonne heure (N^{os} 1-4) soient parvenues à une taille de 4,5 mm., qui coïncide invariablement avec le passage au stade II de la larve parasite. D'autre part, sur les nymphes infestées au delà de cette taille (N^{os} 5-10), les *Symbiocladius* au I^{er} stade se développent rapidement, sans aucune attente. Quant aux *Rhithrogena* (N^{os} 13-15), elles doivent s'accroître jusqu'à une taille de 5 mm., afin que leur Chironomide puisse entrer dans son II^e stade larvaire.

On est ainsi amené à reconnaître une taille de l'hôte, critique pour

le passage de l'ectoparasite au II^e stade larvaire; on peut préciser dès lors, que la durée du stade I de *Symbiocladius* est d'autant plus longue que la contamination est plus antérieure à ce seuil de croissance de l'Éphémère. A l'appui de cette notion, voici deux observations significatives :

1^o Une nymphe ♂ de *Rhithrogena*, longue de 4 mm., ayant une larve parasite au I^{er} stade sous ses ébauches alaires, fut suivie en élevage à 12° C, du 26-VI au 26-VII-1933, quand elle mourut à l'occasion d'une mue défectueuse. Dans ce laps de temps, elle mue normalement quatre fois, à 7-8 jours d'intervalle, mais faute d'une nourriture suffisante, sa taille ne put dépasser 4,5 mm. Sur cette Éphémère dont la croissance s'est arrêtée au-dessous de la taille critique, le Chironomide demeura au I^{er} stade larvaire, 30 jours durant.

2^o Sept jeunes nymphes d'*Heptagenia*, pourvues d'une larve parasite au stade I, récoltées le 27-XI-1931, à Sinaïa, furent transportées ultérieurement à Cluj et maintenues à la température du laboratoire dans un cristallisateur, où quelques feuilles macérées de hêtre leur servirent plutôt d'abri que de nourriture. En les examinant le 9-II-1932, je trouve : trois hôtes de 6,5 mm. de long, dont deux porteurs d'une nymphe de Chironomide et un autre d'une larve transverse au IV^e stade; trois hôtes mesurant respectivement 4,8; 5 et 5,2 mm., parasités par des larves aux stades II et III; enfin un hôte ♂, d'une taille de seulement 4 mm., qui de ce fait portait un ectoparasite encore au I^{er} stade larvaire, malgré le nombre considérable de 74 jours écoulés depuis la récolte. En conclusion, par suite d'une carence alimentaire empêchant l'Éphémère d'atteindre la taille critique, la durée du I^{er} stade larvaire de *Symbiocladius* peut se prolonger indéfiniment¹.

Le seuil de croissance de l'hôte, critique pour le développement de l'ectoparasite, n'apparaît pas lié à un stade déterminé de l'évolution nymphale de l'Éphémère. La taille de 4,5 mm. correspond généralement au 7-ultième stade nymphal chez les femelles indemnes d'*Heptagenia* (tabl. XI); les mâles de la même espèce doivent l'acquérir à un stade un peu plus tardif; il existe des écarts en rapport avec la nutrition et le torrent d'origine. D'autre part, relativement au développement normal,

1. PANTEL (1910, p. 173) cite plusieurs conditions extrinsèques pouvant influer sur la durée du développement des larves entomobies de Diptères. Il constate notamment quand l'hôte est mal nourri, que la larve accélère sa maturation. Le comportement opposé de *Symbiocladius* tient sans aucun doute à ce que sa propre nutrition est redevable à un mode réactionnel très particulier de l'Éphémère-hôte (p. 235).

la taille critique est réalisée nettement plus tard chez les *Heptagenia* parasitées, soit du 5- au 3-ultième stade (tabl. XIII), ce qui prouve une réduction de la croissance sous l'influence de *Symbiocladius* (voir p. 154). Les *Rhithrogena* arrivent au seuil critique de 5 mm. vers le 8-ultième stade, lorsqu'elles sont normales (tabl. XII) et seulement entre le 6- et 5-ultième stade, lorsqu'elles sont infestées (tabl. XIII). Possédant une taille définitive supérieure à celle des *Heptagenia*, les *Rhithrogena* présentent un seuil critique plus élevé que les premières et l'atteignent à un stade plus précoce du développement. On remarque que, sur les nymphes des deux espèces, contaminées avant qu'elles aient la taille critique, le passage de l'ectoparasite au II^e stade larvaire, se trouve en partie retardé de par sa propre action sur le taux de croissance de l'Éphémère.

Les chiffres de 4,5 et 5 mm., établis comme tailles critiques respectives d'*Heptagenia* et de *Rhithrogena*, pour le développement larvaire de *Symbiocladius* en élevage, sont largement confirmés par les observations dans la nature.

1^o Sur 31 *Heptagenia* infestées, longues de 2,5 à 4,5 mm., notées au triage de plusieurs récoltes, je n'ai trouvé que des larves parasites au I^{er} stade, n'ayant même pas leurs yeux déplacés pour annoncer l'approche de la mue.

2^o Sur 62 *Heptagenia*, pourvues d'un *Symbiocladius* à la fin du I^{er} stade larvaire (yeux dans le prothorax) ou au début du II^e, trois seulement mesuraient 4,5 mm., alors que toutes les autres avaient une taille plus grande, allant jusqu'à 8 mm. Il s'ensuit en même temps, que la plupart des contaminations ont lieu sur des nymphes ayant dépassé la taille critique.

3^o Le même chiffre est aussi valable pour les *Rhithrogena* de France : sur 7 nymphes récoltées le 22-IX-1934 dans la Cumane (Isère), qui portaient des parasites à la veille de la première mue larvaire (témcin leurs yeux émigrés), il y en avait une seule longue de 4,5 mm., les autres mesurant 5 à 6 mm.

4^o Pour la validité de cette notion, il importe que la taille finale des hôtes ne soit généralement pas inférieure aux chiffres de la taille critique. Dans le fait : sur 524 *Heptagenia* parasitées en fin de croissance, il n'y en a que 3 entre 4 et 4,5 mm. de long (voir tabl. XX); parmi 665 *Rhithrogena* au terme de l'évolution de leur parasite, aucune n'a une taille inférieure à 5 mm. (tabl. XXI).

L'étude histologique nous apprendra (p. 206) que c'est justement

entre 4 à 5 mm. de taille, que les nymphes-hôtes commencent à avoir un tissu adipeux abondant et que c'est ce dernier qui conditionne l'intensité du processus réactionnel, aux dépens duquel se nourrit la larve parasite. Ainsi, le phénomène de la taille critique, se ramène à un état interne de l'Éphémère, indispensable à la nutrition larvaire du Chironomide.

c) *Entrée de l'ectoparasite dans son IV^e stade larvaire et dernière mue effective de l'hôte.* — Suivons plus loin le développement de *Symbiocladius*, parallèlement à celui de son Éphémère. On s'aperçoit (graphiques, fig. xvi, A-B) que peu après l'entrée du parasite dans son IV^e stade larvaire, l'hôte mue pour la dernière fois, de sorte que pendant tout le reste de l'évolution du Chironomide jusqu'à son éclosion, on n'enregistre plus aucune mue de l'Éphémère, qui à sa mort garde encore le sac vide du *Symbiocladius*. C'est cette dernière mue normalement accomplie par l'Éphémère parasitée, que je vais désigner comme sa dernière mue effective. Dans la série des cas élevés, on trouve que le passage de l'ectoparasite dans son IV^e stade larvaire, précède de très près — quelques heures à deux jours — la dernière mue effective de la nymphe-hôte.

Quelle est la taille des larves de *Symbiocladius* au moment de la dernière mue effective de leurs Éphémères? Ne pouvant pas mesurer les parasites à élever, pour ne pas compromettre leur développement ultérieur, c'est sur d'autres exemplaires prélevés rigoureusement au même moment, que j'ai fait les mensurations. Le tableau XIV indique la variation de la taille de 10 *Symbiocladius* pris sur des *Heptagenia* et de 17 *Symbiocladius* sur des *Rhithrogena*, lors de la dernière mue effective

TABLEAU XIV. — Taille des larves de *Symbiocladius* lors de la dernière mue effective de l'hôte, comparativement à celle du début et de la fin de leur IV^e stade sur *Heptagenia* et *Rhithrogena*.

LONGUEUR TOTALE EN mm.	<i>Symbiocladius</i> IV ^e STADE LARVAIRE							
	DÉBUT		LORS DE LA DERNIÈRE MUE EFFECTIVE DE L'HÔTE		FIN, ♂♂		FIN, ♀♀	
	<i>Heptag.</i>	<i>Rhithr.</i>	<i>Heptag.</i>	<i>Rhithr.</i>	<i>Heptag.</i>	<i>Rhithr.</i>	<i>Heptag.</i>	<i>Rhithr.</i>
Minimum.....	2,16	2	2,10	2,10	4,60	4,54	5,41	5,12
Maximum.....	2,78	2,78	3	3,58	5,20	5,20	6,41	6,25
Moyenne.....	2,42	2,32	2,43	2,82	5,02	4,90	5,82	5,64

de celles-ci. Comparons ces chiffres à ceux déjà connus de la taille du Chironomide au début et à la fin du IV^e stade larvaire, dans les deux sexes, en Roumanie (voir tabl. IV et V).

Il est évident que l'accroissement de l'ectoparasite depuis le commencement de son IV^e stade larvaire jusqu'à la dernière mue effective de l'hôte, est tout à fait insignifiant : en moyenne 2,4 mm. sur *Heptagenia* et 2,8 mm. sur *Rhithrogena*, relativement à une taille initiale respectivement de 2,4 et 2,3 mm. Donc, la croissance considérable dont s'accompagne le IV^e stade larvaire ainsi que toute la métamorphose de *Symbiocladius*, n'ont lieu qu'après la dernière mue effective de l'Éphémère. Cette corrélation est absolument constante, quelle que soit la modalité de la contamination, avant ou après la taille critique de la nymphe-hôte. Bien plus, quand l'Éphémère atteint très tôt sa taille critique (exemple, *Heptagenia* n^{os} 1-2, *Rhithrogena*, n^{os} 13-15), c'est du fait de cette corrélation que la durée des stades larvaires II et III est exceptionnellement prolongée, étirant en quelque sorte le développement postembryonnaire du Chironomide (voir tabl. XIII).

La question se pose alors de savoir, si le stade nymphal de l'hôte faisant suite à sa dernière mue effective, est un stade déterminé du développement, le même chez toutes les Éphémères parasitées et par là décisif pour l'évolution finale de l'ectoparasite; ou bien, si la corrélation observée est simplement un effet de l'action inhibitrice que *Symbiocladius* exerce à partir de son IV^e stade larvaire, sur les mues ultérieures des hôtes, surpris à des stades variables? Cherchons la solution, en examinant d'abord, ce que deviennent les Éphémères parasitées.

d) *Suppression de la métamorphose et mort de l'hôte.* — Sans exception, après l'éclosion de leur *Symbiocladius*, les Éphémères sont incapables de se métamorphoser et meurent à l'état de nymphes aquatiques, marquées par le sac vide du Chironomide. Je me suis rendu compte de ceci, avant même d'avoir entrepris l'élevage complet des Éphémères parasitées (CODREANU 1930 b).

Jusqu'au début de son IV^e stade, la larve parasite ne modifie pas le rythme des mues de l'hôte. Il ressort du tableau XV, que les *Heptagenia* parasitées muent tous les 4-7 jours et les *Rhithrogena* parasitées tous les 4-8 jours, de même que leurs congénères indemnes, à une température de 16°-18° C (comparer aux tabl. XI et XII).

Par contre, entre la dernière mue effective et la mort des hôtes, on observe un intervalle très variable, en général notablement long, soit

TABLEAU XV. — Durée en jours des stades nymphaux des Éphémères hôtes de *Symbiocladius*, suivies en élevage. T. moyenne eau : 16°-18° C.

DURÉE EN JOURS STADES NYMPHAUX	<i>Heptagenia</i> HÔTES <i>Symbiocladius</i>							<i>Rhithrogena</i> HÔTES <i>Symbiocladius</i>				
	N° 1	N° 3	N° 6	N° 8	N° 9	N° 10	N° 12	N° 13	N° 14	N° 15	N° 16	N° 17
8-u.....								8				
7-u.....	5							5				
6-u.....	5	4						5	8			
5-u.....	5	3						6	5	6		
4-u.....	7	4						5	6	5		
3-u.....	6	4	6	7				4	6	6		
2-u.....	6	5	5	5	6	5		5	4	5		
1-u.....	11	20	14	14	13	14	13	19	17	11	19	
Intervalle nymphose parasite mort hôte.	3	11	6	7	7	8	6	12	10	5	11	9
Intervalle éclosion pa- rasite mort hôte...	0	7	3	4	3	4	3	7	6	2	6	3

13-20 jours chez *Heptagenia*, 17-19 jours chez *Rhithrogena*. On se rappelle que dans le développement normal, le dernier stade nymphal dure plus longtemps que ceux qui le précèdent (p. 119). Si on l'additionne avec la durée en jours des stades subimaginal et imaginal (p. 121), on obtient 12-15 jours pour *Heptagenia* et 14-16 jours pour *Rhithrogena*, chiffres assez rapprochés de ceux représentant l'intervalle qui suit la dernière mue effective des Éphémères parasitées. Puisqu'il sera démontré ci-après que ce dernier intervalle correspond réellement à l'ultime stade nymphal du développement normal, on peut constater dès maintenant que *Symbiocladius*, tout en supprimant la métamorphose des Éphémères-hôtes, ne leur abrège pas la durée de la vie, comptée en jours¹.

La taille finale des nymphes parasitées a varié entre 5 et 7,7 mm. chez les *Heptagenia* en élevage (tabl. XIII); elle est généralement plus petite, soit 5-6 mm., chez celles infestées de bonne heure (N^{os} 1-4) que chez celles tardivement contaminées, qui mesurent 7-7,7 mm. (N^{os} 7-10). Dans la nature, les deux espèces-hôtes offrent à l'éclosion de *Symbiocladius*, une variation très étendue de leur taille, dont l'étude basée sur de nombreux individus, est faite dans le chapitre suivant (p. 150).

Dans quelles circonstances meurent les nymphes ayant été parasitées ? En élevage, elles survivent 3-7 jours, très rarement moins, à l'éclosion du Chironomide (voir tabl. XV). A titre de contrôle, ayant mis en élevage

1. PANTEL (1913, p. 121) relève même une prolongation de la vie larvaire comme l'effet d'un ralentissement de l'ontogénèse, chez plusieurs Insectes sous l'influence de divers endoparasites.

des Éphémères fraîchement récoltées portant déjà des nymphes mûres de *Symbiocladius*, elles sont également mortes 4-8 jours après l'essor du parasite adulte.

Chez les *Heptagenia* pourvues du sac vide du Chironomide, on peut voir apparaître quelques-uns des caractères suivants : brunissement des pattes antérieures et de la base des cerques latéraux; coloration plus ou moins grise des fourreaux alaires mésothoraciques, localisée parfois d'un seul côté; noircissement des yeux composés, devenus très proéminents; bordure chitineuse transparente autour de la tête et des fémurs. Bien que sous une forme atténuée et variable d'un sujet à autre, ce sont là bon nombre de manifestations rencontrées chez les nymphes indemnes en voie de métamorphose (p. 119). En général, ces indices sont d'autant plus visibles, que les hôtes ont une plus grande taille.

Finalement, la tête et le thorax se décollent fortement de la cuticule dorsale; la partie terminale de l'abdomen se retire sous les segments chitineux; plus rarement, le revêtement du notum se fend le long de sa suture médiane. On est incontestablement en présence d'une tentative de mue. Ne pouvant l'achever, la nymphe d'*Heptagenia* se détache peu à peu de la pierre et tombe sur le fond du cristalliseur, où bientôt elle meurt. Dans le cas de quelques grandes *Heptagenia*, la dissection m'a permis d'isoler à ce moment, un corps rappelant vaguement celui d'une subimago, dont les appendices — ailes, pattes et cerques — ne sont pas suffisamment constitués pour être dégagés.

Les signes de la métamorphose sont plus effacés chez les *Rhithrogena* qui ont été parasitées, où l'on remarque à peine les cerques latéraux brunis proximement et la bordure transparente de la tête. Les fourreaux alaires restent membraneux et d'un brun clair. Quand ces nymphes tombent inertes, le tégument dorsal de la tête et du thorax peut être décollé des parties sous-jacentes, mais pas fendu; leur abdomen se raccourcit par l'emboîtement de ses segments.

En définitive, après l'éclosion des *Symbiocladius*, les Éphémères-hôtes présentent à un faible degré plusieurs caractères, qui normalement ne se manifestent que pendant le dernier stade nymphal, en rapport avec la métamorphose. Ensuite, elles meurent dans une tentative de mue, qui échoue justement parce que le processus de la métamorphose a été trop incomplet pour aboutir à la constitution de la subimago. Les choses se passent donc comme si, après leur dernière mue effective, les

hôtes se trouvaient tous, bien que de taille largement variable, à un même stade, homologue à l'ultime stade de l'évolution nymphale normale; c'est à ce stade de l'hôte, que se superposeraient alors la fin de la croissance larvaire et la métamorphose de l'ectoparasite lui-même. Cette conception, peut-on l'étayer par des faits péremptoirs ?

§ 4. — Développement des hôtes privés de leur ectoparasite

I. — PRÉSENTATION DES EXPÉRIENCES

L'élevage des nymphes-hôtes après l'enlèvement expérimental de leur larve parasite, m'a été suggéré par l'observation suivante. Ayant par hasard, conservé vivantes plusieurs nymphes d'*Heptagenia*, qui avaient porté des *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire que j'avais fixés, je me suis aperçu une semaine après, que les fourreaux alaires de la plupart d'entre elles, étaient en train de noircir, ce qui est un signe évident de métamorphose.

Dès lors, curieux de l'aboutissement de la métamorphose des Éphémères déparasitées, j'ai délibérément enlevé les larves parasites à différents moments de leur IV^e stade, à un nombre de 141 nymphes-hôtes, dont j'ai suivi l'évolution ultérieure en élevage, entre 1930 et 1933 à Sinaïa. Là-dessus, 105 *Heptagenia* furent observées par groupes de 3-19 exemplaires, tandis que les autres 24 *Heptagenia* et 12 *Rhithrogena* furent élevées individuellement.

Il est facile de débarrasser l'Éphémère, de la larve de Chironomide installée extérieurement, en opérant à l'aide de deux pinces fines, dans un verre de montre, sous le binoculaire : de la pince gauche, on immobilise un instant l'hôte, cependant qu'avec la pince droite on retire l'ectoparasite de l'enveloppe soyeuse, qui le fixe sous les fourreaux alaires.

Les tableaux XVI-XIX, résument les principaux éléments et résultats des expériences en question. Les *Heptagenia*, qu'il s'agisse de lots (tabl. XVI) ou d'individus (tabl. XVII, XVIII), sont numérotées dans l'ordre croissant de l'âge de leur larve parasite lors de son enlèvement. Les différences d'âge entre les *Symbiocladius*, qui tous étaient au IV^e stade larvaire, furent établies d'après les données suivantes : 1^o nombre des tergites abdominaux couverts par l'ectoparasite en place sur la nymphe-hôte; 2^o taille des larves parasites; 3^o moment de l'extraction du Chironomide, par rapport à la mue identifiée comme la dernière effective de

l'Éphémère. Quant aux *Rhithrogena* (tabl. XIX), qui furent sans exception privées de leur *Symbiocladius* juste après avoir subi leur dernière mue effective, elles sont ordonnées selon leur taille décroissante. L'ordre choisi tend à mettre généralement en évidence, l'échelle des résultats obtenus sous l'effet d'une action graduellement croissante des larves ectoparasites envers leurs hôtes. La température moyenne de l'eau : 12° C pour *Rhithrogena* et tantôt 12°, tantôt 16° C pour *Heptagenia*, est indiquée dans chaque cas.

II. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

a) *Apparition des caractères de métamorphose.* — Regardons de près, ce qui se passe avec les nymphes-hôtes expérimentalement privées de leur larve parasite au IV^e stade. Considérons d'abord les Éphémères, dont le *Symbiocladius* fut enlevé 1-3 jours avant ou le jour même d'une mue, laquelle en raison de sa concomitance avec le passage du Chironomide au IV^e stade larvaire, devrait être incontestablement leur dernière mue effective, si elles avaient été parasitées jusqu'au bout. Ce sont 24 *Heptagenia* (tabl. XVI, Nos 1-4; tabl. XVII) et 12 *Rhithrogena* (tabl. XIX), qui après cette mue, finissent toutes par présenter les signes caractéristiques de la métamorphose.

En effet, comparons la *Rhithrogena* n° 12 (fig. 34, pl. V), fixée 13 jours après sa dernière mue effective, à un exemplaire indemne de l'espèce, à la fin du dernier stade nymphal (fig. 32, pl. V). La nymphe débarrassée de son ectoparasite, reproduit fidèlement, bien qu'en plus petit, tous les caractères de la métamorphose normale (p. 119), à savoir : noircissement des fourreaux alaires qui se sont épaissis; apparition de bruns sclérites mésothoraciques; délimitation d'une bordure transparente à la tête, au pronotum et aux fémurs; segmentation des tarses; assombrissement de la coloration abdominale; brunissement des cerques latéraux, etc. L'exemple est particulièrement démonstratif, si l'on pense qu'à l'encontre des *Heptagenia*, les *Rhithrogena* parasitées jusqu'à l'éclosion du *Symbiocladius* n'offrent que de vagues indices de métamorphose (p. 136).

Il s'ensuit que les 36 Éphémères déparasitées à l'approche de leur dernière mue effective, se trouvent après celle-ci, toutes sans exception, dans un même stade, correspondant à l'ultième de l'évolution nymphale normale. Il en est de même pour les autres 105 *Heptagenia* (tabl. XVI,

TABLEAU XVI. — Protocoles des expériences de développement des *Heptagenia*, élevées en masse après enlèvement de leur *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire. Abréviations : cq. br. = cerques latéraux brunis; d. m. e. h. = dernière mue effective de l'hôte; js. = jours; pt. gr. = ptérothèque grise; si. atr. = subimago atrophique; t. a. 1, ...6 = tergite abdominal 1, ...6. Les chiffres gras de la 7^e colonne indiquent la taille prédominante. Pour les modes 1-4 de la dernière mue nymphale abortive, voir p. 124.

N ^o	LARVE <i>Symbiocladius</i>				<i>Heptagenia</i> PRIVÉES LARVES <i>Symbiocladius</i>							
	DATE ENLEVEMENT	POSITION IV ^e STADE	LONGUEUR MOYENNE EN mm.	MOMENT ENLEVEMENT	NOMBRE ET SEXE	TAILLE EN mm.	DURÉE SURVIE EN JOURS	TEMPÉRATURE MOYENNE EAU	APPARITION CARACTÈRES MÉTAMOR- PHOSE	DERNIÈRE MUE NYMPHALE	ÉCLOSION SI. ATR.	ÉCLOSION IMAGOS ATROPHIQUES
1	14 IX 1930	Transverse sur t.a.1	2,2 2,3	1-2 js. avant d.m.e.h.	3 ♀ + 1 ♂	5-6,5	9-10	16° C.	Tous, très nets	Achevée	3 ♀, 1 ♂ (pl.V, fig. 35)	2 ♀ : incomplète
2	31 VIII 1930	"	2,5	1 jour avant d.m.e.h.	1 ♀	6	10	"	"	Inachevée : mode 2		
3	25 IX 1931	"	2,5 2,7	1-3 js. avant d.m.e.h.	5 ♂	5,5-7,5	17-19	12° C.	"	Inachevée, 3 ♂ : mode 1; 2 ♂ : hémorragie		
4	14 IX 1930	"	2,3	Lors d.m.e.h.	3 ♀	5,5-6,5	9	16° C.	"	1 ♀ : achevée; 2 ♀ : inachevée, mode 2	1 ♀	1 ♀ : incomplète
5	"	"	2,5	Après d.m.e.h.	1 ♀ + 2 ♂	5-6	6-9	"	"	1 ♂ : achevée; 1 ♂ + 1 ♀ : inachevée, (mode 1)	1 ♂ fixé (pl.V, fig. 37)	
6	25 IX 1931	"	2,8	"	4 ♂	5-6	17-19	12° C.	"	1 ♂ : achevée; 3 ♂ : inachevée, mode 1	1 ♂ noyé (fig. XXIX, I)	
7	31 VIII 1930	Coudée sur t.a.1 et 2	2,7 2,8	"	8 ♀ + 9 ♂	5-6-7	9-13	16° C.	"	Inachevée; 5 ♀ + 5 ♂ : mode 1; 4 ♂ + 3 ♀ : mode 3.		
8	25 IX 1931	"	3	"	11 ♂	4,5-6,5	14-17	12° C.	10 ♂ : tous, nets; 1 ♂ (4,5 mm.) : pt. gr. cq. br.	Inachevée, 4 ♂ : mode 1; 2 ♂ : mode 2; 5 ♂ : mode 3.		
9	14 IX 1930	Arquée sur t.a.2 et 3	2,8 3,7	"	4 ♀ + 4 ♂	4,5-6	7-10	16° C.	Tous, tr.s nets	Inachevée (mode 1)		
10	25 IX 1931	Arquée sur t.a.3	3,5 4,5	"	6 ♀ + 6 ♂	4,5-6-7,5	13-19	12° C.	3 ♂ : tous, nets. 1 ♂ + 4 ♀ : pt. gr. 2 ♀ + 2 ♂ : cq. br.	Inachevée, 3 ♂ : mode 2; 1 ♂ + 4 ♀ : mode 3, hémorragie; 2 ♀ + 2 ♂ : mode 4		
11	31 VIII 1930	Arquée sur t.a.3 et 4	2,8 3,9	"	7 ♀ + 11 ♂	5,5-6-7	9-13	16° C.	8 ♂ ♀ : pt. gr., etc; 10 ♂ : cq. br.	Absente : mode 4		
12	"	Arquée sur t.a.5 et 6	4,9 5,6	"	10 ♀ + 9 ♂	5-6-8	7-13	"	5 ♂ ♀ : pt. gr. etc.; 14 ♂ : cq. br.	"		

TABLEAU XVII. — Protocoles des expériences de développement des *Heptagenia* élevées individuellement après enlèvement de leur *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire. Mêmes abréviations et remarques que pour le tableau XVI.

LARVE <i>Symbiocladius</i>				<i>Heptagenia</i> PRIVÉES LARVES <i>Symbiocladius</i>								
N°	DATE ENLEVEMENT	POSITION IV ^e STADE	MOMENT ENLEVEMENT	TAILLE DÉBUT EN mm.	SEXE	TAILLE FINALE EN mm.	DURÉE SURVIE EN JOURS	TEMPÉRATURE MOYENNE EAU	APPARITION CARACTÈRES MÉTAMOR- PHOSE	DERNIÈRE MUE NYMPHALE	ÉCLOSION SUBIMAGO ATROPHIQUE	ÉCLOSION IMAGO ATROPHIQUE
1	21 IX 1932	Trans- verse sur t.a.1	3 jours avant d.m.e.h.	4,5	♂	6	10	16° C.	Tous, très nets	Inachevée : mode 1		
2	4 IX 1933	»	1 jour avant d.m.e.h.	7	♂	7,5	18	12° C.	»	»		
3	3 IX 1933	»	»	6,5	♂	7	19	»	»	Achevée	♂	Incom- plète
4	21 VI 1932	»	»	5	♂	5,5	10	16° C.	»	»	♂	Com- plète
5	10 X 1932	»	Lors d.m.e.h.	7	♂		15	12° C.	»	Inachevée : mode 2		
6	13 X 1932	»	»	7	♀	7	14	»	»	Non suivie		
7	8 VIII 1933	»	»	6,5	♀	7	9	16° C.	»	Inachevée : mode 2		
8	21 VI 1932	»	»	6	♀		9	»	»	Inachevée : mode 2, hémorragie		
9	1 IX 1933	»	»	6	♂	6,5	15	12° C.	»	Achevée	♂	Incom- plète
10	9 VIII 1933	»	»	6	♀	6,5	8	16° C.	»	Inachevée : mode 2		
11	6 IX 1933	»	»	5,5	♂	6	17	12° C.	»	»		

n^{os} 5-12, tabl. XVIII) avec cette différence que leurs caractères de métamorphose comportent toute une gamme d'intensités; ceci du fait que leur Chironomide fut enlevé de plus en plus tard après leur dernière mue effective, qu'elles avaient accomplie avant d'être mises en élevage. Ainsi, les signes de métamorphose apparaissent très nettement chez les nymphes-hôtes, dont la larve parasite ne dépasse pas le 2^e tergite abdominal au moment de l'enlèvement; ils sont d'autant plus marqués, que la taille de l'Éphémère est plus grande. Ensuite, ils s'atténuent au fur et à mesure que les ectoparasites couvrent les tergites abdominaux 3 à 6 de leurs hôtes, lors de l'extraction. Exemple, les fourreaux alaires au lieu de noircir, se colorent seulement en un gris, qui peut varier d'un côté à l'autre; le brunissement des cerques latéraux et des pattes antérieures, ainsi que la bordure transparente de la tête et du pronotum, persistent

TABLEAU XVIII. — Protocoles des expériences de développement des *Heptagenia* élevées individuellement après enlèvement de leur *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire. (*Suite.*) Température moyenne de l'eau : 16° C. Mêmes abréviations et remarques que pour le tableau XVI.

LARVE <i>Symbiocladius</i>				<i>Heptagenia</i> PRIVÉES LARVES <i>Symbiocladius</i>							
N ^{os}	DATE ENLEVEMENT (1932)	POSITION IV ^e STADE	MOMENT ENLEVEMENT	TAILLE DÉBUT EN mm.	SEXE	TAILLE FINALE EN mm.	DURÉE SURVIE EN JOURS	APPARITION CARACTÈRES MÉTAMOR- PHOSE	DERNIÈRE MUE NYMPHALE	ÉCLOSION SUBIMAGO ATROPHIQUE	ÉCLOSION IMA- GO ATROPHIQUE
12	21 VI	Transverse sur t.a.1	Après d.m.e.h.	6	♂		18	Tous, très nets	Inachevée : mode 2	♀ noyée (pl. V fig. 36)	
13	»	Coudée sur 1/3 t.a.2	»	6	♀		10	»	Achevée		
14	»	»	»	5,5	♂		10	»	Inachevée : mode 1		
15	24 IX	»	»	4	♀	4,5	8	Tous, visibles	Absente : mode 4		
16	21 VI	Coudée sur t.a.2	»	7	♂		9	Tous, très nets	Inachevée : mode 3		
17	»	»	»	6,5	♂		9	Tous, visibles	Absente, face ventrale nacrée		
18	»	Arquée sur t.a.3	»	5,5	♂		9	<i>Idem</i> , pt. gr.	Inachevée : mode 2; face ventrale nacrée, hémorragie		
19	24 IX	»	»	4,3	♀	5	7	»	Inachevée : mode 3		
20	21 VI	Arquée sur t.a.4	»	7	♀		10	Faibles	Absente, face ventrale nacrée		
21	»	»	»	6	♀		9	Visibles	Inachevée : mode 2 : face ventrale nacrée, hémorragie		
22	21 IX	»	»	4,5	♂	5	10	»	Inachevée : mode 3; face ventrale nacrée		
23	»	Arquée sur t.a.5	»	4,7	♂	5	13	»	Absente : mode 4		
24	»	Arquée sur t.a.6	»	4,3	♀	4,8	11	»	»		

encore. En dernier lieu, si le Chironomide est enlevé à l'âge de larve mûre, les *Heptagenia* ne manifestent pas des signes de métamorphose plus accusés que ceux de leurs congénères, trouvés dans la nature après l'éclosion du *Symbiocladius* (p. 136).

b) *Acte de la dernière mue nymphale.* — Après l'extériorisation des caractères de métamorphose, les Éphémères déparasitées achèvent leur ultime stade nymphal par une mue, d'où une subimago plus ou moins complètement formée, tend à s'échapper. Suivant les tableaux XVI-XIX, cette dernière mue nymphale ne semble pouvoir

TABLEAU XIX. — Protocoles des expériences de développement des *Rhithrogena* élevées individuellement après enlèvement de leur *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire. Température moyenne de l'eau : 12° C. Mêmes abréviations et remarques que pour le tableau XVI.

LARVE <i>Symbiocladius</i>					<i>Rhithrogena</i> PRIVÉES LARVES <i>Symbiocladius</i>							
N ^{os}	DATE ENLEVEMENT (1933)	POSITION IV ^e STADE	LONGUEUR EN mm.	MOMENT ENLEVEMENT	TAILLE DÉBUT EN mm.	SEXE	TAILLE FINALE EN mm.	DURÉE SURVIE EN JOURS	APPARITION CARACTÈRES MÉTAMOR- PHOSE	DERNIÈRE MUE NYMPHALE	ÉCLOSION SUBIMAGO ATROPHIQUE	ÉCLOSION IMAGO ATROPHIQUE
1	15 VII	Transverse sur t.a.1	3,04	Lors d.m.e.h.	8,5	♀		13	Tous, très nets	Inachevée : mode 2 (fig. XXIII, A)		
2	"	"	3,58	"	8,5	♀		12	"	"		
3	11 IX	"	2,6	"	8	♂	8	16	"	Absente : mode 4		
4	29 VI	"	3,23	"	7,8	♂		15	"	Inachevée : mode 2		
5	14 IX	"	2,75	"	7,5	♂	7,5	16	Visibles	Inachevée : mode 3		
6	1 VII	"	2,65	"	7	♂		14	Tous, très nets	Absente : mode 4		
7	14 VII	"	2,94	"	7	♂		11	"	Achevée : ♂ noyé		
8	30 VI	"	2,66	"	6,5	♂		14	"	Inachevée : mode 3, hémorragie		
9	12 IX	"	3,04	"	6,5	♂	6,8	15	"	Absente : mode 4		
10	"	"	2,78	"	6,2	♀	6,5	16	Visibles, pt. gr.	" (fig. XXIII, B)		
11	30 VI	"	2,69	"	6	♂		14	Tous, très nets	Inachevée : mode 3		
12	14 IX	"	"	"	5,5	♀	5,8	13	"	Non suivie (pl. V, fig. 34)		

réussir, que si l'ectoparasite est enlevé avant de couvrir entièrement le 2^e tergite abdominal de l'hôte. Encore cette condition n'est-elle pas suffisante, car sur 44 *Heptagenia* qui la remplissent (tabl. XVI, n^{os} 1-6, partiellement 7 ; tabl. XVII et XVIII, n^{os} 1-5 ; 7-15), seulement 11 d'entre elles, donc 25 p. 100, ont donné des subimagos. Le pourcentage des éclosions subimaginales est beaucoup plus réduit chez les *Rhithrogena*, soit 1 subimago sur 11 nymphes débarrassées de leur Chironomide.

Dans la plupart des cas, soit que la subimago ne réussit pas à se délivrer, soit qu'elle est incomplètement constituée, la dernière mue nymphale échoue et détermine la mort des Éphémères déparasitées. Plus l'enlèvement du *Symbiocladius* est tardif, plus le processus de cette mue se trouve simplifié. En voici les principales modalités, notées dans cet ordre :

1^o Tête et notum de la subimago, partiellement sortis par la fente

dorsale en T du revêtement nymphal; abdomen et cerques latéraux, déplacés vers l'avant sous la peau nymphale; malgré la séparation des deux téguments, entre lesquels il peut même se former de l'air, des adhérences subsistent, qui rendent la mue inopérante.

2° La fente dorsale de la cuticule nymphale ne s'accompagne que d'un retraitement modéré de l'abdomen et des cerques de la subimago, dont le devant n'émerge plus. Les aspects précédents se rencontrent dans les cas où, au moment de son extraction, la larve parasite couvre jusqu'au 3^e tergite abdominal de l'hôte. Souvent une hémorragie à coagulum dense et abondant, se produit à la base des ailes, aux articulations ou ailleurs.

3° Fente dorsale incomplète, seulement rectiligne, ou même absente; toutefois, abdomen postérieur légèrement retiré sous la peau nymphale.

4° Enfin, les *Heptagenia* de petite taille, débarrassées tard de leur Chironomide et montrant de faibles indices de métamorphose, meurent simplement dans une attitude raide, les pattes écartées; la forme subimaginale n'est pas suffisamment différenciée pour se séparer du tégument nymphal. Cet état s'observe fréquemment chez les *Rhithrogena* (tabl. XIX) qui arrivent difficilement à faire leur dernière mue, bien que déparasitées dès le début de leur ultime stade nymphal.

Connaissant chez une partie des Éphémères privées de *Symbiocladius*, le moment de la dernière mue effective, quelle est, entre celle-ci et l'éclosion subimaginale plus ou moins achevée, la durée de leur ultime stade nymphal? D'après les tableaux XVI-XVII, on déduit pour *Heptagenia* : 8-9 jours à 16° C et beaucoup plus, soit 14-18 jours à 12° C. Le tableau XIX indique pour *Rhithrogena* : 12-16 jours à 12° C. A température égale, ces intervalles sont plus longs que l'ultime stade nymphal des Éphémères indemnes (p. 119), mais ils sont dépassés par la durée du même stade, succédant à la dernière mue effective, chez les nymphes parasitées jusqu'à la fin (tabl. XV). Il est à remarquer dans la série : Éphémères indemnes, partiellement parasitées et parasitées complètement, — que la durée du dernier stade nymphal est d'autant plus longue, que le processus de la métamorphose décroît en intensité. Ceci rend compte de la survie assez longue, soit 7-13 jours à 16° C des *Heptagenia* privées à un moment tardif de leur dernier stade nymphal, d'un parasite très avancé, couvrant leur 5^e ou 6^e tergite abdominal.

Quant aux caractères de métamorphose des *Heptagenia* déparasitées, ils se dessinent nettement (exemple, noircissement des fourreaux alaires) 6-8 jours après leur dernière mue effective à 16° C et, avec plus de retard,

soit après 12-14 jours, à 12° C.; chez les *Rhithrogena* débarrassées de leur parasite : dans 11-14 jours à 12° C. Il en résulte, que la tentative de l'éclosion subimaginale fait rapidement suite (1-2 jours) à l'apparition définitive des signes de métamorphose, comme cela se passe d'ailleurs dans le développement normal (p. 119). Du début à la fin du dernier stade nymphal, la taille largement variable des Éphémères privées de *Symbiocladius*, augmente de 0,5 mm., parfois même de plus.

Pour concrétiser les généralités qui viennent d'être exposées, voici le détail d'un cas déterminé¹ : l'*Heptagenia* déparasitée n° 4/1932 (tabl. XVII).

- 21-VI. — Mise en élevage : *H. lateralis*, nymphe ♂, taille 5 mm., fourreaux alaires couvrant le tergite abdominal 1; *Symbiocladius*, larve début IV^e stade, position transverse, couvrant terg. abd. 1, tête à droite, *est extrait de son enveloppe*.
- 22-VI. — *Mue de l'hôte, qui entre dans son ultime stade nymphal* : taille 5,5 mm., fourreaux alaires membraneux, voûtés à leur base, couvrant 1/2 terg. abd. 3. Son exuvie emporte l'enveloppe du parasite avec, collée à elle, la tête exuviale du III^e stade larvaire de celui-ci.
- 29-VI. — *Premiers signes de métamorphose* : fourreaux alaires d'un jaune grisâtre; bordure transparente à la tête et au pronotum; brunissement des pattes antérieures et des cerques latéraux; face ventrale du thorax avec des plages chitineuses brunâtres.
- 30-VI. — Renforcement des mêmes caractères : fourreaux alaires noirs; tout le corps foncé; yeux proéminents; palpes labiaux inertes, etc.
- 1-VII, 13 h. — Éclosion de la subimago, aux ailes rudimentaires, taille 6,2 mm., se déplaçant vivement sur ses pattes.
- 3-VII. — Éclosion de l'imago qui a cassé ses pattes antérieures en muant.

c) *Subimagos atrophiques*. — Examinons brièvement la série des subimagos issues à la faveur de la dernière mue nymphale des Éphémères privées de leur *Symbiocladius*. La limite et le pourcentage des éclosions subimaginales pour l'ensemble des sujets en expérience, ont été indiqués précédemment (p. 142). Ces subimagos, dont les trois plus caractéristiques sont représentées dans les figures 35-37 (pl. V), méritent bien l'appellation d'atrophiques en comparaison avec l'état normal (fig. XVII). En effet, leur taille descend beaucoup au-dessous de la normale, aboutissant à des exemplaires nains (pl. V, fig. 37). Leurs ailes témoignent d'une réduction, allant plus vite que celle de la taille, de sorte qu'elles ne forment plus que des moignons chez les sujets nains, qui ont l'aspect subaptère. Elles sont

1. Comparer à l'observation d'une *Heptagenia* normale pendant la métamorphose (p. 119).

plus ou moins fripées, à la nervation effacée, maintenues dans une position horizontale, tels les fourreaux alaires chez la nymphe, ce qui les rend absolument impropres au vol. Plus la taille est petite, plus la forme

des différentes régions du corps — tête, thorax, segments abdominaux — est imparfaitement modelée, rappelant des caractères nymphaux. Les yeux composés, notablement développés chez le mâle normal, sont diminués dans la

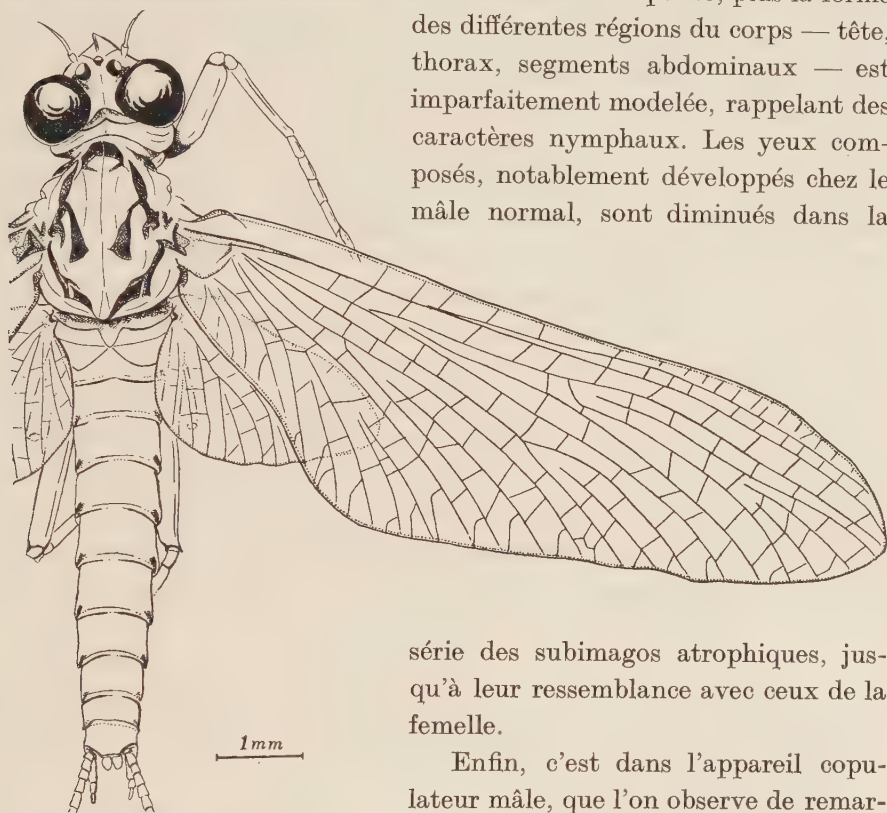


FIG. XVII. *Heptagenia lateralis*, subimago ♂ normale, face dorsale ($\times 11$). Comparer aux subimagos atrophiques, fig. 35-37, pl. V.

série des subimagos atrophiques, jusqu'à leur ressemblance avec ceux de la femelle.

Enfin, c'est dans l'appareil copulateur mâle, que l'on observe de remarquables degrés d'atrophie (fig. XXIX). Les gonopodes subissent un fort raccourcissement, en même temps qu'ils

perdent leur segmentation. Les deux processus du bord caudal du 9^e sternite abdominal, disparaissent. La paire de pénis, au lieu d'être entièrement apparente entre ces derniers, se trouve cachée par la paroi sternale dans le repli intersegmentaire, exactement comme chez les nymphes (fig. XXVII). J'y reviendrai dans le chapitre suivant (p. 169) au sujet des altérations du complexe sexuel des hôtes sous l'action de l'ectoparasite.

En définitive, outre leur taille réduite, ces subimagos se caractérisent par une atrophie des principaux traits d'organisation de l'état adulte, où l'on constate la persistance d'une conformation nymphale, donc

juvénile pour leur stade, à des degrés variant selon les individus obtenus expérimentalement. Ceux fortement atrophiques proviennent de nymphes de petite taille (*H.* ♂ n° 5, tabl. XVI, fig. 37, pl. V) ou bien privées tardivement de leur Chironomide (*H.* ♀, n° 13, tabl. XVIII, fig. 36, pl. V), ce qui implique une influence plus intense et plus prolongée de la larve parasite.

Sur les 12 subimagos atrophiques obtenues, 3 (dont l'unique *Rhithrogena*) se sont noyées en éclosant, 3 furent fixées vivantes et 6 autres furent mises en observation. Incapables de voler, elles se mouvaient aisément sur leurs pattes dans les petites boîtes de Petri, où je les mettais. Après 36 heures environ, ces 6 *Heptagenia* ont présenté une mue, qui dans les cas normaux aboutit à l'imago, mais dont les résultats furent ici les suivants : 1 seule imago complètement dégagée, bien qu'ayant autotomisé ses pattes antérieures (♂ n° 4/1932, tabl. XVII et p. 144); 2 imagos demeurées attachées à l'exuvie subimaginale de par leurs ailes et certaines pattes; enfin, 3 exemplaires morts dans la mue, montrant le revêtement subimaginal fendu dorsalement et le retirement caractéristique de l'abdomen. L'unique imago entièrement éclore, du fait de ses ailes et de son appareil génital imparfaits, ne saurait participer au vol nuptial, ni s'accoupler.

III. — CONCLUSIONS

Les données acquises par suite de l'enlèvement expérimental du *Symbiocladius*, apportent une solution définitive au problème que l'élevage des Éphémères parasitées avait posé, mais qu'il ne suffisait pas à résoudre. En observant l'évolution des hôtes, privés de leur ectoparasite au début du IV^e stade larvaire, on assiste dans la totalité des cas, à l'apparition des phénomènes de métamorphose, consécutifs à la dernière mue effective des Éphémères; celles-ci se trouvent indubitablement dans leur ultime stade nymphal, qui d'ailleurs se termine par une mue tout à fait démonstrative, bien qu'elle échoue la plupart du temps et ne libère exceptionnellement que des subimagos atrophiques. Ces résultats remarquablement constants chez près d'une centaine (91) de sujets en expérience, permettent d'interpréter comme suit, le développement des Éphémères parasitées jusqu'au bout :

1^o Leur dernière mue effective, concomitante à l'entrée du Chironomide dans son IV^e stade larvaire, loin d'être quelconque, correspond toujours à l'avant-dernière mue de l'évolution nymphale normale.

2° De ce fait, la majeure partie du IV^e stade larvaire et la métamorphose de *Symbiocladius*, se superposent à l'ultime stade nymphal des Éphémères-hôtes, pendant lequel celles-ci préparent — à l'état normal — leur propre métamorphose, mais qu'elles n'accomplissent jamais à l'état parasité.

Un autre aspect des résultats de l'enlèvement expérimental de l'ectoparasite, mérite d'être souligné dès maintenant. Comme jusqu'au début de son IV^e stade larvaire, *Symbiocladius* n'altère pas le rythme normal des mues de ses hôtes, en l'enlevant à ce moment, on s'attendrait à ce que les Éphémères puissent terminer leur développement. Or, malgré l'apparition des signes de métamorphose, l'éclosion subimaginale échoue dans une proportion de 15 sur 23 pour *Heptagenia* (tabl. XVI, nos 1-4, tabl. XVII, sauf n° 6) et de 10 sur 11 pour *Rhithrogena* (tabl. XIX, sauf n° 12); quant aux subimagos écloses, elles sont frappées de l'atrophie des organes essentiels de l'Éphémère adulte, ce qui les empêche de donner des imagos valides. Il semble donc que l'action exercée par l'ectoparasite jusqu'au début de son IV^e stade larvaire, soit suffisante pour compromettre irrémédiablement le développement ultérieur des nymphes-hôtes. L'étude des réactions cellulaires des Éphémères privées de leur Chironomide (p. 217), corrobore ce résultat d'élevage.

§ 5. — Valeur du dernier stade nymphal de l'hôte pour le développement de l'ectoparasite

L'analyse qui vient d'être faite du développement corrélatif de *Symbiocladius* et de la nymphe-hôte, tend à montrer l'importance capitale du dernier stade nymphal de l'Éphémère pour l'évolution finale de l'ectoparasite. De ce point de vue, il me paraît intéressant d'examiner les cas, observés en élevage, d'une contamination tardive survenue à l'approche du dernier stade nymphal même.

Il est à remarquer d'abord, que de telles contaminations aboutissent rarement à l'éclosion du Chironomide qui, le plus souvent, périt en cours de développement.

Soit les nymphes suivantes d'*Heptagenia*, récoltées le 16-VII-1932 dans Valea Rea (Sinaïa) : 1° ♂, taille 6,5 mm. fourreaux alaires couvrant le 4^e terg. abd.; en dessous, une larve de *Symbiocladius* au I^{er} stade; 2° ♂, taille 5,3 mm., fourreaux alaires sur le 4^e terg. abd., pattes antérieures et cerques latéraux légèrement brunâtres; en place, une larve parasite au stade II. D'après la longueur de leurs fourreaux

alaires et les indices de métamorphose, les deux hôtes se trouvaient au dernier stade nymphal, étant pourvus de parasites encore jeunes, installés depuis peu de temps. Pendant que je les observais au binoculaire, les larves de *Symbiocladius* s'en sont brusquement détachées et bien que gardées en présence des Éphémères, n'ont plus regagné celles-ci. — Autre exemple : le 17-X-1932, est mise en élevage une *Heptagenia* ♀ au début du dernier stade nymphal, portant un ectoparasite au II^e stade larvaire. Le 27-X, je note des signes de métamorphose très accentués : fourreaux alaires noirs et épais couvrant le 4^e tergite abdominal, pattes antérieures et cerques latéraux brunis, bordure transparente à la tête et au pronotum, taille 7 mm.; le Chironomide est passé au III^e stade larvaire. Enfin, le 31-X, l'Éphémère meurt ne pouvant pas achever son éclosion subimaginale, le tégument fendu sur le notum, l'abdomen retiré, l'ectoparasite toujours au III^e stade sous les fourreaux alaires.

Voici maintenant la relation d'un cas inverse, où le Chironomide bien qu'ayant infesté une Éphémère très avancée, réussit à lui suspendre la métamorphose et à se développer jusqu'au bout (graphique, fig. XVI, C).

11^o 1932. — *H. lateralis*

- 23-VIII. — Mise en élevage : *Heptagenia* ♂, venant de muer pour entrer dans son dernier stade nymphal : taille 6,5 mm., fourreaux alaires couvrant le 4^e tergite abdominal; avec un *Symbiocladius* au I^{er} stade larvaire.
- 29-VIII. — Mue du parasite qui passe au II^e stade larvaire. Durée du stade I : 6 jours.
- 1-IX. — Mue du parasite qui passe au III^e stade larvaire. Durée du stade II : 3 jours.
- 4-IX. — Mue du parasite qui passe au IV^e stade larvaire. Durée du stade III : 3 jours.
- 14-IX. — Passage du parasite à l'état de nymphe. Durée du stade IV : 10 jours.
- 19-IX. — Éclosion d'un *Symbiocladius* ♂ adulte. Durée du stade nymphal : 5 jours.
- 24-IX. — La nymphe d'*Heptagenia*, pourvue du sac vide du parasite, présente de faibles indices de métamorphose : fourreaux alaires épaissis, côté droit grisâtre; pattes antérieures, cerques latéraux et mésosternum brunis; bordure transparente à la tête, au pronotum et aux fémurs.
- 25-IX. — Elle meurt dans sa dernière mue nymphale abortive : retirement de l'abdomen, pas de fente dorsale. Survie à l'éclosion du parasite : 6 jours.

Il est évident qu'ici tout le développement du *Symbiocladius* — comprenant 27 jours depuis le I^{er} stade larvaire à l'éclosion imaginale — s'est entièrement déroulé pendant le dernier stade nymphal de l'*Heptagenia*, stade dont la durée fut de ce fait portée à 33 jours, soit le quadruple de la durée normale et le double de celle constatée chez les *Heptagenia* ordinairement infestées (tabl. XV). Cette durée exceptionnelle n'est nullement imputable à une basse température, puisque l'évolution du

Chironomide ne s'en est pas ressentie (comparer avec le tabl. XIII). Elle traduit, par contre, la capacité énergétique considérable du dernier stade nymphal : quand malgré la contamination tardive, *Symbiocladius* arrive à inhiber la métamorphose de l'Éphémère, le dernier stade nymphal est susceptible d'une prolongation exceptionnelle et suffit à lui seul pour le développement complet de l'ectoparasite. Ceci fait penser, que c'est probablement en vertu d'une relation nécessaire que le IV^e stade larvaire et la métamorphose du Chironomide, coexistent toujours avec le dernier stade nymphal des Éphémères-hôtes. L'étude de la nutrition de l'ectoparasite en rapport avec les phases du processus réactionnel des hôtes, s'accorde pleinement avec cette idée (p. 236).

CHAPITRE V

ACTION GÉNÉRALE INDIRECTE DE L'ECTOPARASITE SUR L'HÔTE

La concomitance établie auparavant entre la métamorphose de *Symbiocladius* et le dernier stade nymphal de ses hôtes, nous offre un point de repère pour l'étude statistique comparée de la croissance des Éphémères parasitées et indemnes. En effet, dans une population d'*Heptagenia* ou de *Rhithrogena*, les individus porteurs d'une larve âgée ou d'une nymphe, ou bien du sac vide de *Symbiocladius*, se trouvent tous — pour avoir dépassé leur dernière mue effective — dans un même stade, équivalent à l'ultime stade nymphal de leurs congénères indemnes. Ainsi, on peut affirmer en toute certitude — sans un contrôle préalable de leur développement en élevage — que les nymphes parasitées représentées par les figures 20, pl. III, 25, pl. IV (*Heptagenia*) et 19, pl. III, 26, 28, pl. IV (*Rhithrogena*) sont dans le même stade que les exemplaires normaux des deux espèces (pl. V, fig. 31, 32) dessinés à la même échelle, et qui montrent tous les signes de la métamorphose. Abstraction faite de ceux-ci, cette comparaison frappe par les différences nettes de taille, que l'on observe tant parmi les Éphémères parasitées, que surtout entre ces dernières et leurs congénères sains. Un cas extrême nous est fourni par la *Rhithrogena* parasitée de la figure 33, pl. V, qui, outre sa taille véritablement naine, témoigne d'une morphologie tout à fait juvénile vis-à-vis de l'exemplaire indemne de son espèce (fig. 32, pl. V). Il n'y a pourtant pas erreur de stade, preuve

en est une autre nymphe également naine (fig. 34, pl. V), mais qui, ayant été privée à temps de son ectoparasite, n'a pas tardé de manifester les indices de la métamorphose.

Puisque les Éphémères pourvues d'une nymphe ou du sac vide du Chironomide se trouvent au terme de leur développement nymphal, elles se prêtent à une étude de la croissance relative de leurs différents organes — fourreaux alaires, pièces génitales mâles, glandes et voies sexuelles — sous l'action de l'ectoparasite, déduite de la comparaison avec les nymphes normales au dernier stade. Cette action se traduit toujours par une réduction des organes en question, comportant de même que pour la taille, toute une gamme de degrés. Comme tous les hôtes examinés sont au même stade, les différents degrés relèvent principalement d'une contamination plus ou moins précoce, l'intensité de la réduction devant être proportionnelle à la durée de l'influence parasitaire. En même temps, chez un individu déterminé, toutes les parties du corps sont solidairement atteintes, c'est-à-dire que plus sa taille sera petite, plus il aura les fourreaux alaires réduits, les gonopodes rudimentaires et les gonades atrophiées, mais dans une mesure où les proportions relatives de l'état normal ne se conservent plus.

Ces effets d'atrophie intéressant diverses régions de l'organisme hospitalier, ont ceci de commun, qu'ils ne sont dus ni à des lésions destructrices directes, ni à une action locale élective de l'ectoparasite. Ils semblent découler, par contre, de la diminution du taux de croissance, par suite des répercussions de l'ensemble des actions parasitaires directes sur le métabolisme général des nymphes-hôtes. Quant aux actions directes liées à la nutrition de la larve parasite, elles sont étudiées dans les chapitres ultérieurs.

§ 1. — Réduction de la taille nymphale définitive

I. — PRÉSENTATION STATISTIQUE DES MENSURATIONS

Pour déterminer les effets de réduction de la taille des hôtes sous l'influence de *Symbiocladius*, je vais étudier la variation de la taille au dernier stade nymphal, comparativement chez les Éphémères normales et chez les parasitées, distinction faite du sexe et de l'espèce.

Les mensurations furent prises à l'aide d'une lame porte-objet de Zeiss, gravée d'une échelle longue de 5 cm. et divisée jusqu'au demi-millimètre, sur laquelle j'observais un à un les sujets au binoculaire, en notant la

taille d'après le nombre de divisions que leur corps ventralement aplati couvrait, à l'exclusion des cerques. Pour chaque espèce, tous les indi-

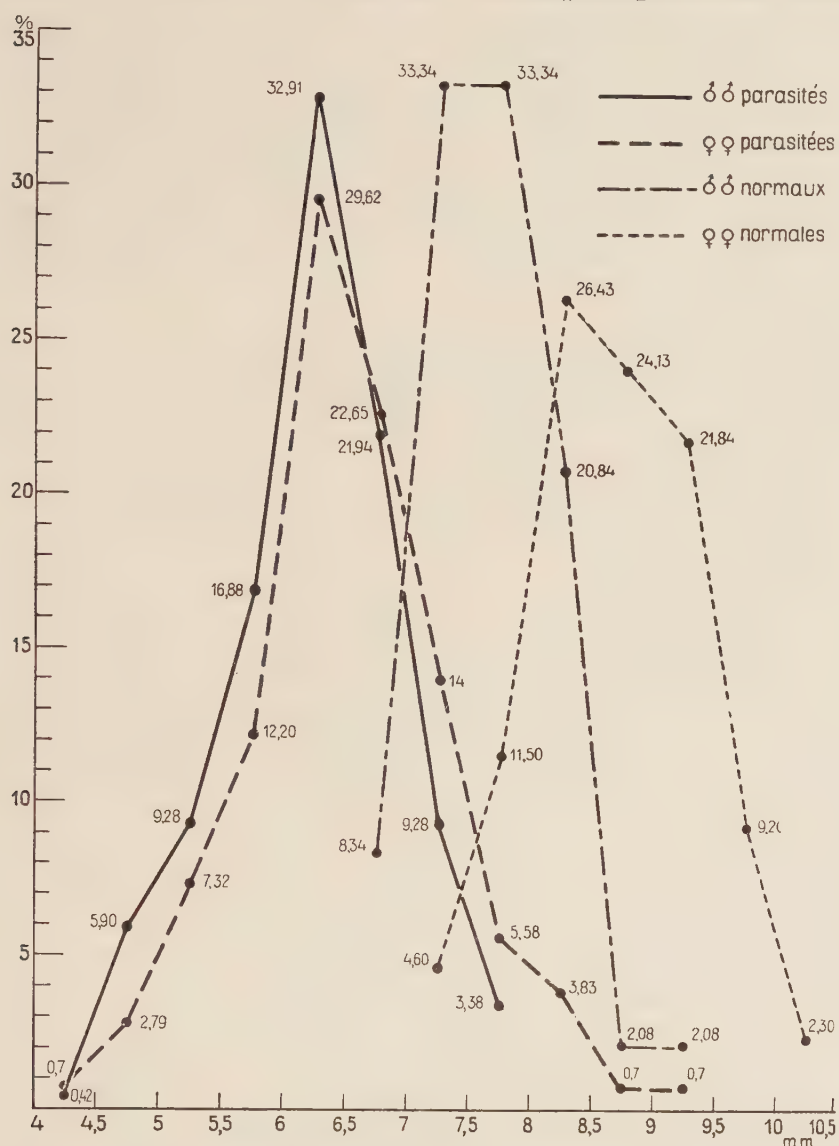


FIG. XVIII. *Heptagenia lateralis*, polygones de fréquence en p. 100 de la taille des nymphes ♂♂ et ♀♀ au dernier stade, normales et parasitées, montrant la réduction de la taille sous l'action de *Symbiocladius*.

vidus mesurés proviennent d'un même torrent (les *Heptagenia* de Valea Rea et les *Rhithrogena* de Valea Băiului), les chiffres étant enregistrés

au fur et à mesure des récoltes, échelonnées sur plusieurs années. Je n'ai utilisé que des exemplaires en fin de croissance, qui présentaient des indices nets de métamorphose parmi les normaux, et portaient une nymphe ou le sac vide du Chironomide parmi les parasités. Ma statistique porte sur un total de 1.542 Éphémères, dont 659 *Heptagenia* et 883 *Rhithrogena*. Dans chaque espèce j'ai mesuré plus de nymphes avec, que sans *Symbiocladius*, soit : 524 *Heptagenia* parasitées pour 135 indemnes, 665 *Rhithrogena* parasitées pour 218 indemnes, des deux sexes. Ce serait faire erreur que de vouloir en déduire les pourcentages réels de l'infection (voir p. 77).

TABLEAU XX. — Fréquence de la taille des nymphes des deux sexes, normales et parasitées d'*Heptagenia lateralis*, au dernier stade.

NOMBRE D'INDIVIDUS	NYPHES <i>Heptagenia</i> , TAILLE EN mm.												
	4	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	9	9,5	10 10,5
87 ♀ normales.							4	10	23	21	19	8	2
48 ♂ normaux.							16	16	10	1	1		
287 ♀ parasitées.....	2	8	21	35	85	65	40	16	11	2	2		
237 ♂ parasités.....	1	14	22	40	78	52	22	8					

TABLEAU XXI. — Fréquence de la taille des nymphes des deux sexes, normales et parasitées de *Rhithrogena semicolorata*, au dernier stade.

NOMBRE D'INDIVIDUS	NYPHES <i>Rhithrogena</i> , TAILLE EN mm.												
	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	9	9,5	10	10,5	11 11,5
133 ♀ normales.							2	14	32	27	30	18	10
85 ♂ normaux.							1	6	19	34	11	11	1
384 ♀ parasitées.....	8	13	28	33	47	63	63	49	42	23	11	3	1
281 ♂ parasités.....	5	13	30	37	59	53	38	28	14	3	1		

Les tableaux XX et XXI indiquent le nombre absolu d'individus appartenant à quatre séries de fréquence : ♀♀ normales, ♂♂ normaux, ♀♀ parasitées, ♂♂ parasités, chaque série étant répartie en classes de 0,5 mm. d'intervalle, en rapport avec une augmentation de la taille, qui va de 4 à 10,5 mm. pour *Heptagenia* et de 5 à 11,5 mm. pour *Rhithrogena*. D'autre part, j'ai dressé un graphique par espèce-hôte (fig. XVIII, XIX) en portant en abscisses les valeurs croissantes de la taille de 0,5 mm. en 0,5 mm.,

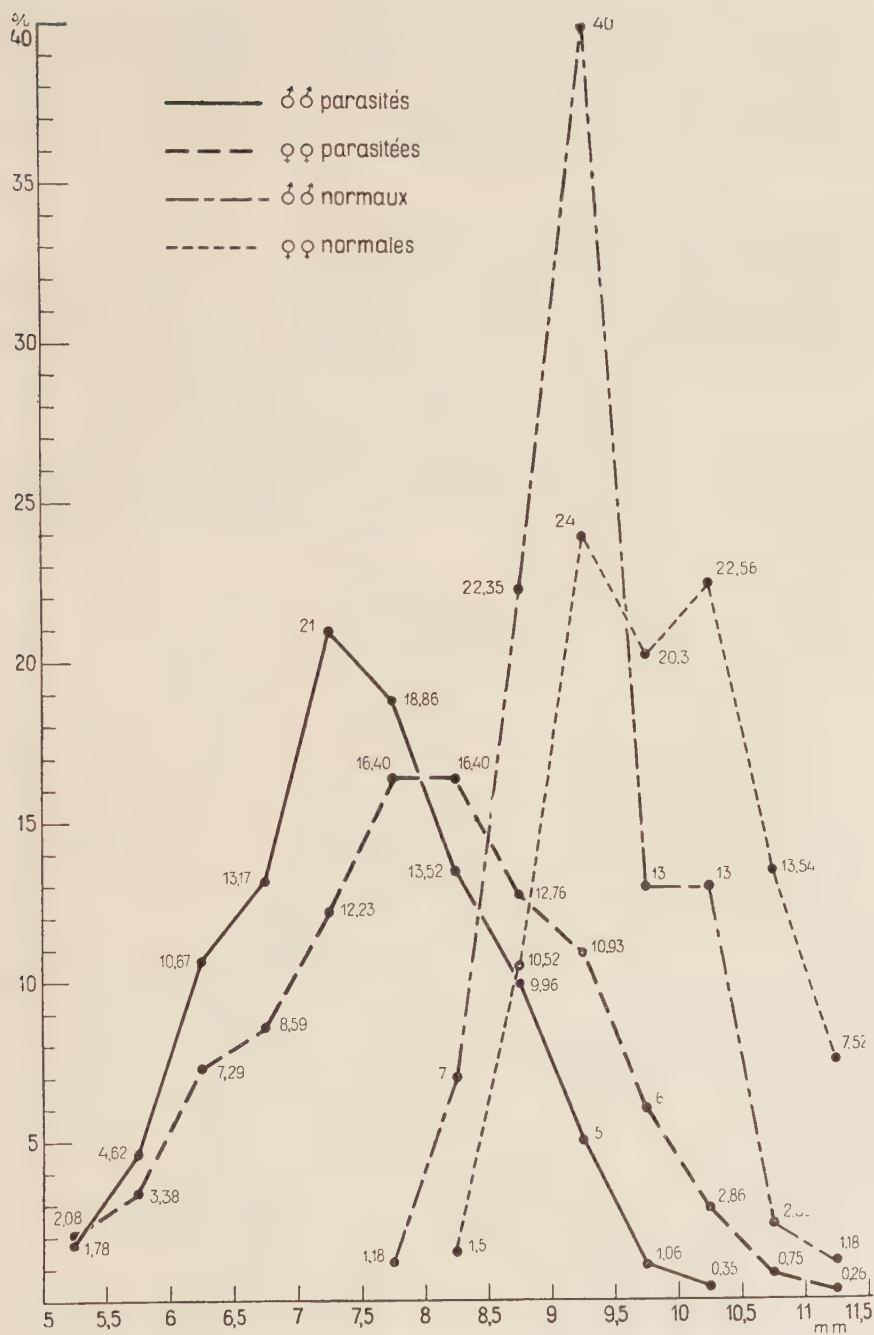


FIG. XIX. *Rhithrogena semicolorata*, polygones de fréquence en p. 100 de la taille des nymphes ♂♂ et ♀♀ au dernier stade, normales et parasitées, montrant la réduction de la taille sous l'action de *Symbiocladius*.

et en ordonnées les chiffres donnant pour chaque classe sa fréquence en p. 100, relativement à la population respective. On obtient ainsi dans chaque graphique quatre polygones de fréquence qui se suivent de droite à gauche dans l'ordre : ♀♀ normales, ♂♂ normaux, ♀♀ parasitées, ♂♂ parasités.

II. — INTERPRÉTATION DES DONNÉES STATISTIQUES

a) *Variation de la taille des nymphes normales.* — Dans les deux espèces d'Éphémères, la variation de la taille permet la répartition des populations normales suivant deux polygones de fréquence distincts en rapport avec les deux sexes, montrant que les nymphes femelles au dernier stade sont toujours plus grandes que les mâles (fig. XVIII, XIX). Ceci résulte, non seulement de la différence des abscisses conditionnant le décalage relatif des deux polygones, mais aussi de la comparaison des moyennes arithmétiques respectives, calculées d'après les tableaux numériques XX et XXI :

Heptagenia normales, taille moyenne : ♂♂ = 7,66 mm. < ♀♀ = 8,67 mm.;
rapport = 0,88.

Rhithrogena normales, taille moyenne : ♂♂ = 9,30 mm. < ♀♀ = 9,86 mm.;
rapport = 0,93.

La moyenne arithmétique de la taille des mâles est inférieure à celle de la taille des femelles; leur rapport offre une valeur différente d'une espèce à l'autre, indiquant que les différences de taille en faveur des femelles, seraient plus accusées chez *Heptagenia* que chez *Rhithrogena*.

Enfin, le polygone des mâles est de beaucoup plus haut que celui des femelles des deux espèces. Ce fait signifie une plus forte tendance de groupement autour de la valeur moyenne de la taille, dans les populations mâles que dans les femelles, dont la répartition apparaît plus dispersée.

b) *Variation de la taille des nymphes parasitées.* — 1° Dans les populations parasitées, tant d'*Heptagenia* (fig. XVIII) que de *Rhithrogena* (fig. XIX), la taille demeure un caractère différentiel entre les deux sexes, qui possèdent chacun un polygone de variation propre. Les moyennes arithmétiques confirment la supériorité de la taille des nymphes femelles vis-à-vis de celle des nymphes mâles.

Heptagenia parasitées, taille moyenne : ♂♂ = 6,23 mm. < ♀♀ = 6,51 mm.;
rapport = 0,96.

Rhithrogena parasitées, taille moyenne : ♂♂ = 7,49 mm. < ♀♀ = 7,97 mm.;
rapport = 0,94.

Le rapport entre les moyennes arithmétiques de la taille des deux sexes est devenu pratiquement le même dans les deux espèces-hôtes; comparativement à l'état normal, il n'a presque pas varié chez *Rhithrogena*, mais il s'est rapproché de l'unité chez *Heptagenia*, où les mâles ne sont plus séparés des femelles par une si grande différence de taille. Donc, chez cette dernière Éphémère, l'action parasitaire aurait plus fortement influé sur la taille des femelles que sur celle des mâles, en enlevant un excès de croissance, qui se manifeste comme un variant sexuel.

2° Le fait important dans chaque espèce, c'est le déplacement notable vers de plus petites abscisses, des polygones des individus parasités relativement à ceux des normaux du même sexe, ce qui traduit la réduction de la taille due au parasitisme de *Symbiocladius*. Les rapports entre les moyennes arithmétiques de la taille dans les populations parasitées et normales, en tenant compte de l'espèce et du sexe, donnent les précisions suivantes :

<i>Heptagenia</i> , taille moyenne	$\frac{\text{♀♀ parasitées}}{\text{♀♀ normales}} = 0,75$	réduction moyenne = 0,25.
— —	$\frac{\text{♂♂ parasités}}{\text{♂♂ normaux}} = 0,81$	— = 0,19.
<i>Rhithrogena</i> , —	$\frac{\text{♀♀ parasitées}}{\text{♀♀ normales}} = 0,80$	— = 0,20.
— —	$\frac{\text{♂♂ parasités}}{\text{♂♂ normaux}} = 0,80$	— = 0,20.

Il est évident que, sous l'influence du Chironomide ectoparasite, les nymphes-hôtes arrivent dans leur dernier stade avec une taille réduite environ de 20 p. 100 par rapport à celle des Éphémères normales; le taux de réduction moyenne monterait même à 25 p. 100, pour les femelles parasitées d'*Heptagenia*.

Il est à remarquer, en outre, que les moyennes arithmétiques de la taille dans les différentes catégories parasitées, restent inférieures à la plus petite taille notée dans les catégories normales correspondantes. Exemple :

<i>Heptagenia</i> : ♂♂ parasités = 6,23 mm.	< les plus petits ♂♂ normaux = 6,75 mm.
♀♀ parasitées = 6,51 mm.	< les plus petites ♀♀ normales = 7,25 mm.
<i>Rhithrogena</i> : ♂♂ parasités = 7,49 mm.	< les plus petits ♂♂ normaux = 7,75 mm.
♀♀ parasitées = 7,97 mm.	< les plus petites ♀♀ normales = 8,25 mm.

Graphiquement, ceci découle de ce que le mode des polygones des sujets parasités, se projette invariablement en dehors de l'ordonnée minimum des polygones des sujets normaux respectifs. En même temps,

les populations parasitées présentent au-dessus de la moyenne arithmétique, une série de classes de tailles décroissantes, inexistantes dans les populations indemnes au dernier stade nymphal, et qui englobent près de la moitié d'une population considérée (tabl. XX et XXI). D'autre part, au-dessus des valeurs de la moyenne arithmétique, les groupements parasités se répartissent dans des classes de tailles croissantes, pour la plupart communes aux groupements normaux, ce qui est particulièrement net chez *Rhithrogena*. Il s'ensuit que les limites de la variation de la taille sont beaucoup plus larges dans les populations parasitées (*Heptagenia* : ♂♂ 4-8 mm., ♀♀ 4-9,5 mm.; *Rhithrogena* : ♂♂ 5-10,5 mm., ♀♀ 5-11,5 mm.) que dans celles normales (*H.* : ♂♂ 6,5-9,5 mm., ♀♀ 7-10,5 mm.; *Rh.* : ♂♂ 7,5-11,5 mm., ♀♀ 8-11,5 mm.). Aussi, cette grande amplitude de variation, entraîne-t-elle une plus forte dispersion des populations parasitées comparativement aux normales.

3° Il va de soi, que les nymphes d'Éphémères s'accroissent normalement jusqu'à l'installation du *Symbiocladius*, et que c'est seulement après ce moment que leur croissance commence à être ralentie, pour aboutir à une réduction de la taille finale. Or, on a vu (p. 122) qu'elles sont contaminées à des moments très différents de leur développement nymphal, par exemple, depuis une taille de 2,5 à 6 mm., chez *Heptagenia*. Comme elles arrivent toutes au dernier stade nymphal, l'action inhibitrice de l'ectoparasite sur la taille s'exerce suivant une durée inégale dans une population d'hôtes, et tout porte à croire que l'intensité de l'effet est proportionnelle à la précocité de la contamination.

Dès lors, si la variation de la taille finale dans une population parasitée, obéit aux lois des probabilités, c'est surtout parce qu'elle reproduit l'allure de la contamination qui porte principalement sur les stades moyens, ses chances diminuant graduellement sur les stades de plus en plus jeunes, et sur ceux de plus en plus âgés. La variation de la taille des individus parasités, ne correspond donc pas à un simple déplacement des valeurs de la variabilité normale, par suite d'une réduction de 20 p. 100 uniformément appliquée à toutes les classes d'une population; ceci aurait été le cas, si les Éphémères étaient toutes infestées à un même stade. Elle traduit en premier lieu, la répartition dans les groupements parasités, de l'effet inhibiteur sur la croissance par suite d'une contamination s'opérant sur des hôtes progressivement avancés. La variabilité comparable à celle constatée à l'état normal, n'y intervient que secondairement et surtout chez les sujets tardivement parasités.

Il s'ensuit que le taux global de 20 p. 100 de réduction de la taille, n'est réellement valable que pour les nymphes infestées à un stade moyen, qui sont d'ailleurs les plus nombreuses; ce taux diminue dans le cas des sujets tardivement parasités et il peut, en revanche, augmenter largement pour les Éphémères contaminées de bonne heure. Si l'on considère alors les classes extrêmes, d'une valeur de 4,25 et 4,75 mm. chez *Heptagenia* et de 5,25 et 5,75 mm. chez *Rhithrogena*, en faisant le rapport entre les moyennes de ces classes et les moyennes arithmétiques de la taille dans les groupements normaux respectifs, on trouve les taux de réduction suivants :

Heptagenia parasitées : ♂♂, 38%; ♀♀, 46%

Rhithrogena — : ♂♂, 40%; ♀♀, 44%

Autrement dit, la réduction maximum de la taille nymphale définitive sous l'action de *Symbiocladius*, n'intéressant, il est vrai, qu'une minorité des populations-hôtes, peut dépasser 40 p. 100 de la taille moyenne normale, ce qui représente le double du taux global de la réduction, atteignant la majorité des Éphémères parasitées.

III. — APPENDICE : VARIATION DU POIDS DES NYMPHES NORMALES ET PARASITÉES

Le tableau XXII expose à titre documentaire, la variation pondérale en rapport avec des valeurs décroissantes de la taille chez les nymphes d'*Heptagenia* et de *Rhithrogena* au dernier stade. Les pesées, effectuées suivant la manière déjà indiquée (p. 94),

TABLEAU XXII. — Variation du poids corrélativement à la taille chez *H. lateralis* et *Rh. semicolorata*, normales et parasitées (*Symbiocladius* éclos avant la pesée).

N ^{os}	SEXE	TAILLE EN mm.	POIDS EN grammes	RAPPORT poids taille ³	N ^{os}	SEXE	TAILLE EN mm.	POIDS EN grammes	RAPPORT poids taille ³
<i>Heptagenia</i> normales					<i>Rhithrogena</i> normales				
1	♀	9	0,0183	0,000025	1	♀	9,3	0,0174	0,000022
2	♂	9	0,0156	0,000021	2	♂	9,2	0,0168	0,000022
3	♀	8,5	0,0151	0,000025					
4	♂	8,2	0,0139	0,000026	<i>Rhithrogena</i> parasitées				
5	♀	8	0,0123	0,000024	3	♀	8	0,0091	0,000018
6	♂	7,5	0,0116	0,000027	4	♀	7	0,0084	0,000024
7	♂	7	0,0107	0,000031	5	♀	6,7	0,0077	0,000026
<i>Heptagenia</i> parasitées					6	♂	6,5	0,0074	0,000027
8	♀	7,6	0,0104	0,000024	7	♂	6	0,0053	0,000025
9	♂	6	0,0054	0,000025					
10	♀	5,7	0,0042	0,000023					

portent sur des individus des deux sexes, les uns normaux, présentant les indices de la métamorphose, les autres parasités, porteurs du sac vide du Chironomide. Il est clair que la réduction de la taille, subie par les nymphes-hôtes, s'accompagne d'une considérable diminution de leur poids (voir également tabl. X); mais, le rapport p/t^3 entre le poids et le cube de la taille d'un même sujet, ne varie pas de manière à mettre en évidence les différences d'espèce, de sexe et d'état indemne ou parasité, entre les Éphémères considérées.

§ 2. — Réduction des fourreaux alaires mésothoraciques

I. — CAS DE DYSSYMMÉTRIE

Bien que formant le toit du siège de *Symbiocladius* à la face dorsale de ses hôtes, les fourreaux alaires mésothoraciques ne semblent généralement pas atteints dans leur développement, par une action directe de la larve parasite. Cependant, très exceptionnellement, les fourreaux alaires peuvent présenter un aspect dyssymétrique, qui fait penser au jeu d'une action locale. Voici deux exemples :

1° *Rhithrogena* ♀, taille 8 mm., au penultième (2-u) stade nymphal, provenant de la Cumane (Isère), 14-VIII-1934; fourreaux alaires inégaux (fig. xx, A), atteignant

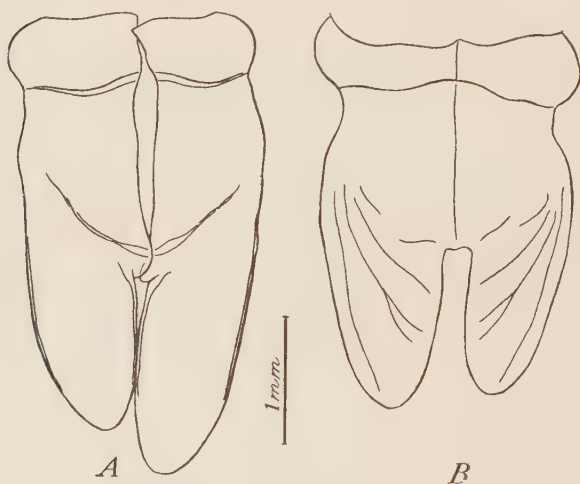


FIG. XX. Dyssymétrie des fourreaux alaires des Éphémères-hôtes; A, *Rhithrogena semicolorata* ♀, 8 mm., penultième stade nymphal, exuvie; B, *Heptagenia lateralis* ♀, 6,5 mm., ultime stade nymphal; thorax, face dorsale ($\times 17$).

du côté droit le début du 4^e tergite abdominal, ne couvrant du côté gauche que 1/3 du 3^e tergite; *Symbiocladius*, larve au I^{er} stade, les yeux émigrés dans le prothorax, passa le 17-VIII, au II^e stade larvaire. L'Éphémère muant le 19-VIII pour entrer dans son ultime stade nymphal, l'inégalité des fourreaux alaires s'est maintenue : à droite sur 1/2 terg. abd. 4, à gauche sur le 3^e terg. abd. complètement.

2° *Heptagenia* ♀, taille 6,5 mm., venant d'entrer dans son ultime stade nymphal, récoltée dans Valea

Rea (Sinaia), le 4-X-1932; fourreau alaire gauche sur 1/3 terg. abd. 4, plus grand que celui de droite, lequel s'étend à peine sur 2/3 du 3^e terg. abd. (fig. xx, B);

Symbiocladius, larve transverse au commencement de son IV^e stade, où elle passa après la dernière mue effective de l'hôte, témoin la tête exuviale du stade III, attachée à l'enveloppe.

Dans les deux cas, il est digne de constater que l'inégalité des fourreaux alaires, porte sur des Éphémères infestées à un âge fort avancé; le côté plus court a les proportions des fourreaux alaires des nymphes parasitées de taille moyenne, tandis que le côté plus long tend vers les dimensions normales au dernier stade nymphal. Il est possible que l'accroissement inégal des fourreaux alaires, soit lié au développement dyssymétrique de la tumeur mésothoracique (voir p. 207), du fait d'un séjour prolongé de l'ectoparasite jeune, dans une seule moitié de la zone nourricière, correspondant au fourreau alaire ultérieurement raccourci.

II. — RÉDUCTION SYMÉTRIQUE

Chez la généralité des Éphémères parasitées en fin de croissance, les fourreaux alaires sont parfaitement symétriques. Leur état de réduction ressort facilement de la comparaison avec les nymphes normales, qui acquièrent à la faveur de la mue les conduisant au dernier stade, de longs fourreaux alaires couvrant les quatre premiers tergites abdominaux et se touchant presque par leurs bords internes (fig. 31, 32, pl. V). Ces proportions des fourreaux alaires sont communes à tous les individus indemnes au dernier stade nymphal des deux espèces-hôtes, quelle que soit leur taille. Or, ayant noté dans les populations parasitées utilisées pour la variation statistique de la taille (p. 152), parallèlement à celle-ci, le nombre des tergites abdominaux couverts par les fourreaux alaires, je trouve : jusqu'à une taille de 5 mm. pour *Heptagenia* et de 6 mm. pour *Rhithrogena*, les fourreaux alaires couvrent seulement les 3 premiers tergites abdominaux et au-dessous de ces tailles, ils ne dépassent même pas le 2^e tergite.

Comparons maintenant les contours à la même échelle des fourreaux alaires (fig. XXI, A) d'un ♂ normal d'*Heptagenia* de taille moyenne (7,5 mm.) d'une part, à ceux d'une série de ♂♂ parasités de tailles décroissantes (7 à 4,2 mm.), d'autre part (fig. XXI, B-G). Il est évident, que par rapport à l'état normal, les fourreaux alaires des sujets parasités sont notablement moins développés, étant plus courts et aux bords internes plus écartés, à mesure que décroît la taille individuelle. Même résultat, si l'on compare les fourreaux alaires de deux *Rhithrogena* ♂♂ parasités, longs

de 7,5 et 5,8 mm., à ceux d'une nymphe ♂ indemne, mesurant 8,8 mm. (fig. XXII, A-C).

Ces différences de degré dans l'accroissement des fourreaux alaires



FIG. XXI. *Heptagenia lateralis* ♂♂, réduction des fourreaux alaires sous l'action de *Symbiocladius*; A, nymphe normale en fin de croissance, taille 7,5 mm; B-G, nymphes parasitées, toutes au dernier stade, de tailles décroissantes suivant la précocité de l'infestation; B, 7 mm.; C, 6,5 mm.; D, 6 mm.; E, 5,5 mm.; F, 4,7 mm.; G, 4,2 mm.; mésenotum ($\times 17$).

des Éphémères parasitées, ne tiennent nullement au fait que les exemplaires considérés soient pris à des stades nymphaux différents, le plus jeune ayant ainsi les fourreaux alaires les plus réduits. En effet, soit une des plus petites *Rhithrogena* parasitées (fig. 34, pl. V) : malgré sa taille naine de 5,8 mm. et la réduction de ses fourreaux alaires ne s'étendant que sur les deux premiers tergites abdominaux, elle se trouve incontestablement au dernier stade nymphal, car par suite de l'enlèvement de son ectoparasite, elle présente des signes de métamorphose tout aussi

nets qu'une nymphe indemne à l'approche de l'éclosion subimaginale, dont la taille mesure 10 mm. et les longs fourreaux alaires couvrent les quatre premiers tergites abdominaux (fig. 32, pl. V). D'ailleurs, c'est l'existence

de différents degrés de réduction des fourreaux alaires chez les nymphes parasitées, qui détermine la gamme d'ailes vestigiales des subimagos atrophiques (fig. 35-37, pl. V), issues d'*Heptagenia* privées de leur *Symbiocladius* au début de leur dernier stade nymphal (voir p. 144).

Il importe de comparer les fourreaux alaires plus ou moins réduits, observés chez les *Heptagenia* parasitées en fin de croissance (fig. XXI, B-G)

aux étapes du développement de ces organes au cours de l'évolution nymphale normale. Les figures XXIII, XXIV, dessinées d'après les exuvies successives, montrent

les proportions des fourreaux alaires mésothoraciques correspondant à chacun des stades nymphaux d'une femelle et d'un mâle indemnes d'*Heptagenia*, suivis en élevage, la première à partir de son 7-ultième stade, le second depuis sont 5-ultième (♀ n° 2/1933, ♂ n° 9/1932, tabl. XI). On voit que du 7-u. au 5-u. stades, les ébau-

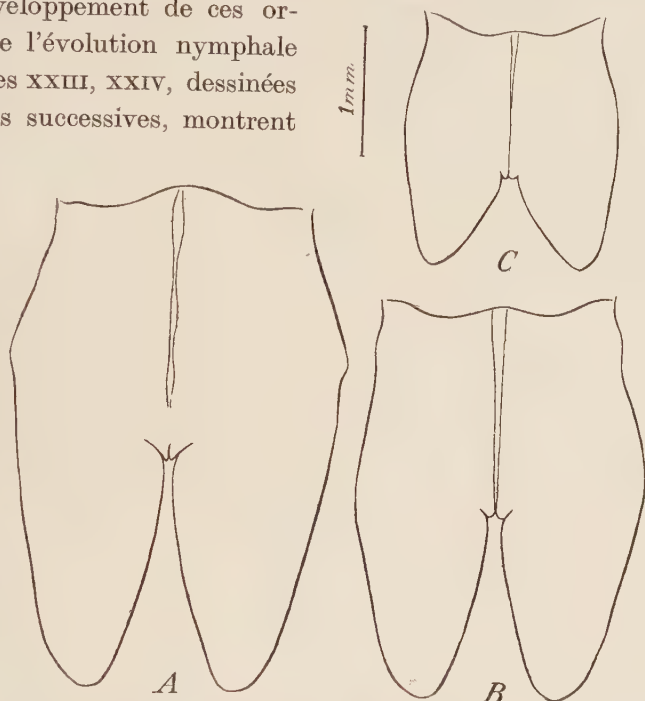


FIG. XXII. *Rhithrogena semicolorata* ♂♂, réduction des fourreaux alaires sous l'action de *Symbiocladius*; A, nymphe normale en fin de croissance, taille 8,8 mm.; B-C, nymphes parasitées, dernier stade, tailles décroissantes suivant la précocité de l'infestation; B, 7,5 mm.; C, 5,8 mm.; mésonotum ($\times 17$).

ches alaires tout en croissant, forment une paire de lobes encore courts, séparés entre eux par une assez large portion médiane du bord caudal du mésonotum; chez les deux sexes, en passant dans le 4-u. stade, ils subissent un brusque allongement en même temps que la portion médiane se rétrécit; ensuite ils croissent de nouveau graduellement jusqu'au penultième (2-u) stade pour présenter un dernier accroissement, cette fois considérable, à l'entrée dans l'ultième stade. Eh bien, les fourreaux alaires des *Heptagenia* parasitées (considérées au dernier stade nymphal), ont une forme telle, qu'ils semblent s'être arrêtés à des stades

de développement d'autant plus jeunes, que la taille du sujet est plus petite. Approximativement, on peut établir les correspondances suivantes :

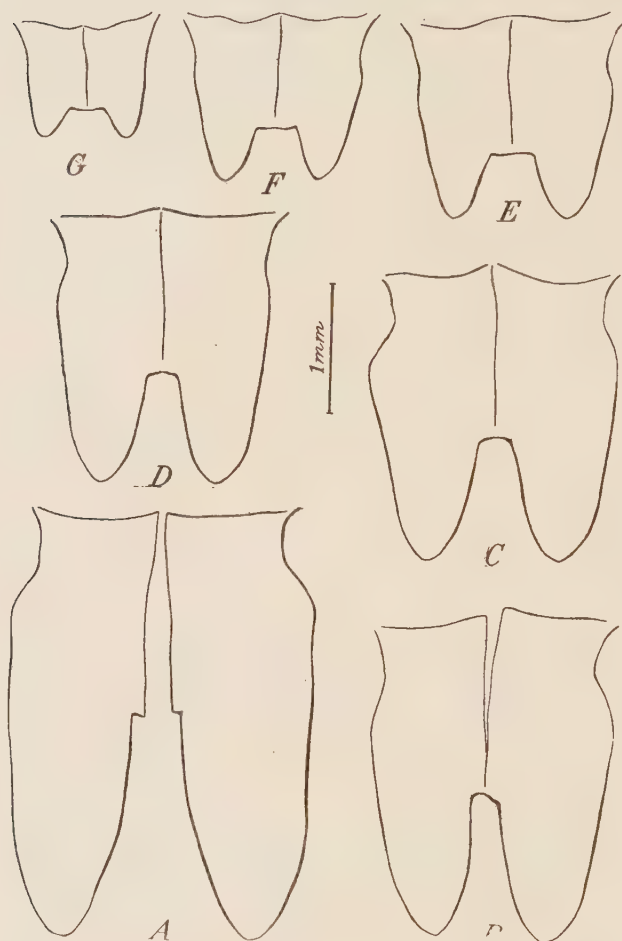


FIG. XXIII. *Heptagenia ateralis*, ♀ normale n° 2 (1933, tabl. XI), développement des fourreaux alaires d'après les exuvies successives des 7 derniers stades nymphaux; A, 1-u. stade, taille 8 mm.; B, 2-u. st., 7,5 mm.; C, 3-u. st., 7 mm.; D, 4-u. st., 6,5 mm.; E, 5-u. st., 6 mm.; F, 6-u. st., 5 mm.; G, 7-u. st., 4,5 mm.; mésonotum ($\times 17$). Comparer à la figure XXI.

Taille de 7 mm. et fourreaux alaires (fig. XXI, B) comparables au pénultième stade nymphal normal (2-u) (fig. XXIII, B);

Taille de 6,5 mm. et fourreaux alaires (fig. XXI, C) comparables au trois-ultième stade nymphal normal (3-u) (fig. XXIII, C);

Taille de 6 mm. et fourreaux alaires (fig. XXI, D) comparables au quatre-ultième stade nymphal normal (4-u) (fig. XXIII, D);

Taille de 4,7-5,5 mm. et fourreaux alaires (fig. XXI, E-F) comparables au cinq-ultième stade nymphal normal (5-u) (fig. XXIII, E);

Taille de 4,2 mm. et fourreaux alaires (fig. XXI, G) comparables au six-ultième stade nymphal normal (6-u) (fig. XXIII, F).

Quelle est l'allure de la croissance des fourreaux alaires

chez les Éphémères parasitées? Prenons comme exemple l'*Heptagenia* ♂ parasité n° 3/1932 (tabl. XIII et p. 123), dont j'ai représenté le développement des fourreaux alaires à partir du 7-u. stade, par une série de croquis (fig. XXV, A-G) faits d'après les exuvies successives, sauf celui de l'ultième

stade dessiné d'après la nymphe elle-même, qui ne mue plus. Déjà au 7-u. stade de l'hôte, quand la larve parasite n'est qu'au stade I, les fourreaux alaires, prolongeant à peine en arrière les angles du bord postérieur du mésonotum, sont nettement plus rudimentaires que ceux du stade normal correspondant (fig. xxiii, *G*). Leur accroissement ultérieur est ralenti et de faible amplitude d'un stade au suivant; le passage du 5-u. au 4-u. stade, ne comporte plus l'allongement brusque constaté chez les nymphes indemnes (comparer fig. xxv et xxiii, *D-E*); de même, l'entrée dans l'ultième stade ne s'accompagne que d'une légère augmentation des fourreaux alaires, dont la croissance totale fut tellement atténuée sous l'influence parasite, qu'ils n'ont pu dépasser au terme du développement, les proportions caractéristiques pour le 5-u. stade normal (fig. xxiii, *E*). On observe également qu'à chaque stade, la longueur du corps (p. 123) et les dimensions du mésonotum de la nymphe parasitée, sont de beaucoup inférieures à celles des nymphes normales (tabl. XI).



FIG. XXIV. *Heptagenia lateralis*, ♂ normal n° 9 (1932, tabl. XI), développement des fourreaux alaires d'après les exuvies successives des 5 derniers stades nymphaux; A, 1-u. stade, taille 7,5 mm.; B, 2-u. st., 6,5 mm.; C, 3-u. st., 6,5 mm.; D, 4-u. st., 5,5 mm.; E, 5-u. st., 5 mm.; mésonotum ($\times 17$). Comparer aux figures XXI, XXIII.

En résumé, à l'état normal, les fourreaux alaires ont une croissance discontinue, parce que liée aux mues, dont celles conduisant du 5-u. au 4-u. et du penultième à l'ultième stades, réalisent un accroissement notablement plus important que les autres; relativement à la taille, la crois-

sance des fourreaux alaires apparaît dysharmonique¹, car au cours du développement, ceux-ci s'étendent de plus en plus en arrière, depuis le métanotum jusqu'au 4^e tergite abdominal. Les nymphes parasitées arrivent dans leur ultime stade avec des fourreaux alaires présentant différents degrés de réduction, qui rappellent les aspects observés à des stades plus ou moins jeunes de l'évolution nymphale normale. Ce retard

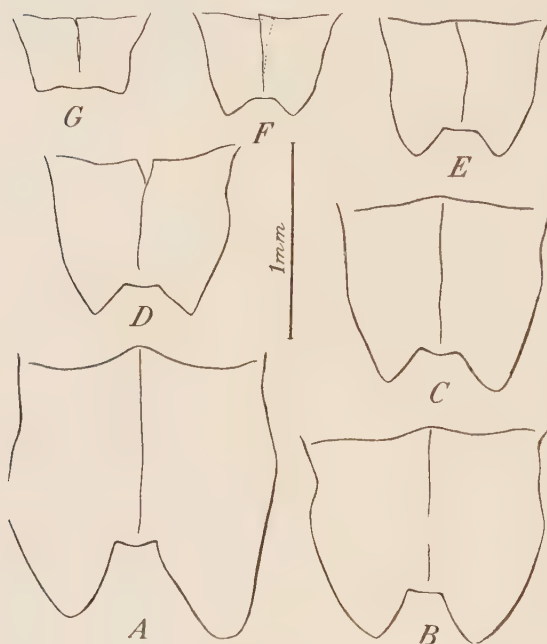


FIG. XXV. *Heptagenia lateralis*, ♂ parasité n° 3 (1932, p. 123, fig. XVI A), développement des fourreaux alaires d'après les exuvies successives des 7 derniers stades nymphaux; A, 1-u. stade, taille 5 mm.; B, 2-u. st., 4,7 mm.; C, 3-u. st., 4,4 mm.; D, 4-u. st., 3,5 mm.; E, 5-u. st., 3,5 mm.; F, 6-u. st., 3 mm.; G, 7-u. st., 2,5 mm.; mésonotum ($\times 26$). Comparer aux figures XXIII, XXIV.

dans le développement des fourreaux alaires par rapport à l'ontogenèse générale, est dû à la diminution du taux de croissance lors de chaque mue, diminution particulièrement visible à l'occasion de celles qui conditionnent normalement un excès d'accroissement. Le moment de la prise de possession de l'hôte joue ici un grand rôle, car plus il est précoce, plus seront nombreuses les mues influées par l'ectoparasite et plus le degré final de réduction sera fort. Il retentit en même temps sur la taille, ce qui prouve le mécanisme indirect de l'action parasitaire vis-à-vis des

fourreaux alaires; néanmoins, l'allure dysharmonique de la croissance de ceux-ci se trouve profondément altérée, tendant vers une modalité harmonique.

Il est à remarquer, enfin, que l'inhibition de la croissance des fourreaux alaires relève de l'influence de *Symbiocladius* jusqu'au début de son IV^e stade larvaire, vu que le début de ce stade coïncide avec l'avant-

1. Pour la définition des dysharmonies dans la croissance des Insectes, voir TEISSIER 1931, p. 87.

dernière mue nymphale, qui fixe la forme définitive des fourreaux alaires de l'hôte. Mais, en outre, ces organes sont, pendant l'ultième stade nymphal, empêchés de se différencier pour donner naissance aux ailes de l'Éphémère adulte. L'inhibition des potentialités histogéniques des fourreaux alaires, est déterminée, en revanche, par l'action de la larve parasite durant son IV^e stade, qui coexiste avec l'ultième stade nymphal de l'hôte. En enlevant le Chironomide à l'avant-dernière mue nymphale de l'Éphémère, on limite l'action parasitaire à son premier temps et les résultats obtenus sont très démonstratifs : les hôtes font différencier des ailes subimaginales à l'intérieur des fourreaux alaires, qui noircissent tout en étant réduits (fig. 34, pl. V); parfois ces Éphémères arrivent même à se transformer en subimagos atrophiques aux ailes plus ou moins vestigiales (fig. 35-37, pl. V).

§ 3. — Action sur la sexualité des hôtes

I. — PROPORTION NUMÉRIQUE DES SEXES ET DIMORPHISME SEXUEL DES NYMPHES-HÔTES

Voici les pourcentages relatifs des deux sexes, trouvés pour les deux espèces-hôtes dans les groupements de nymphes normales et parasitées, examinées auparavant (tabl. XX et XXI) :

Heptagenia normales : 87 ♀♀ pour 48 ♂♂; soit 64,44% ♀♀ pour 35,56% ♂♂
 — parasitées : 287 ♀♀ pour 237 ♂♂; soit 54,77% ♀♀ pour 45,23% ♂♂
Rhithrogena normales : 133 ♀♀ pour 85 ♂♂; soit 61% ♀♀ pour 39% ♂♂
 — parasitées : 384 ♀♀ pour 281 ♂♂; soit 57,74% ♀♀ pour 42,26% ♂♂

On constate un excès de femelles, plus important dans les populations normales que dans celles parasitées; la différence tient sans doute à ce que cette statistique porte sur des nombres beaucoup plus grands d'individus parasités que normaux; en effet, les nombres réels concernant les parasités étant assez rapprochés d'une espèce à l'autre, les pourcentages sont, eux aussi, comparables. Il n'en subsiste pas moins un excès permanent de femelles, à l'encontre de l'égalité numérique des sexes, prévue théoriquement. Une affinité particulière de l'ectoparasite pour un sexe déterminé des nymphes-hôtes, apparaît tout à fait improbable.

Chez les nymphes au dernier stade, tant d'*Heptagenia* que de *Rhithro-*

gena, les deux sexes se distinguent extérieurement grâce aux caractères suivants :

1^o Taille généralement plus grande chez les femelles que chez les mâles, et dont la variation fut étudiée précédemment (p. 154).

2^o Yeux composés, qui tout en étant à peu près réniformes, sont nettement plus développés et plus rapprochés entre eux chez les mâles que chez les femelles (fig. xxvi).

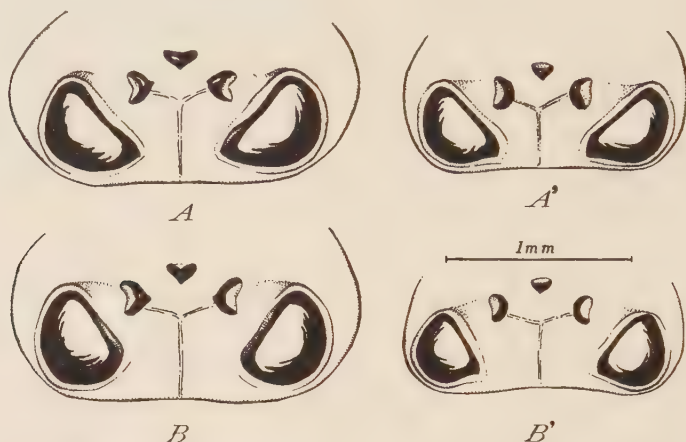


FIG. xxvi. Dimorphisme sexuel des yeux composés des nymphes-hôtes. *Rhithrogena semicolorata*; A, ♂, taille 6 mm.; B, ♀, 6,5 mm. *Heptagenia lateralis*; A', ♂, 5 mm.; B', ♀, 5 mm. Tête, face dorsale (×24).

3^o Ebauches des gonopodes formant une paire d'appendices digitiformes sur le bord postérieur du 9^e sternite abdominal chez les seuls mâles (fig. xxvii, A; xxviii, A), à l'exclusion des femelles.

Il est à remarquer, qu'à part la taille, les différences sexuelles entre les nymphes en question, reposent sur des caractères en plus chez les mâles et, par contre, en moins chez les femelles, caractères qui sont à l'origine du dimorphisme sexuel de l'état adulte¹. La forme différentielle des yeux composés est un indice aussi net que précoce, permettant de reconnaître le sexe des nymphes depuis une taille de 4 mm. chez *Heptagenia* et de 4,5 mm. chez *Rhithrogena*. Toutefois, ce caractère semble avoir échappé à la plupart des auteurs, qui n'indiquent en fait de différences sexuelles, que la présence des rudiments des gonopodes chez le mâle (SAMAL 1925, SCHOENEMUND 1930 b, p. 67); seul NEAVE (1932, p. 11) a utilisé la forme des yeux pour séparer les sexes des nymphes de deux espèces d'*Hexagenia* d'une famille toute différente, celle des *Ephemeridae*.

1. La diversification des pattes antérieures en rapport avec le sexe, ne se produit qu'après la période nymphale.

II. — RÉDUCTION DES ÉBAUCHES COPULATRICES MÂLES

De tous les caractères sexuels externes, ce sont les ébauches copulatrices mâles qui traduisent le mieux l'action inhibitrice due au Chironomide ectoparasite. Celle-ci est moins intéressante dans le cas des yeux composés qui subissent une réduction harmonique relativement à l'ensemble de la tête et conservent leurs particularités sexuelles, quel que

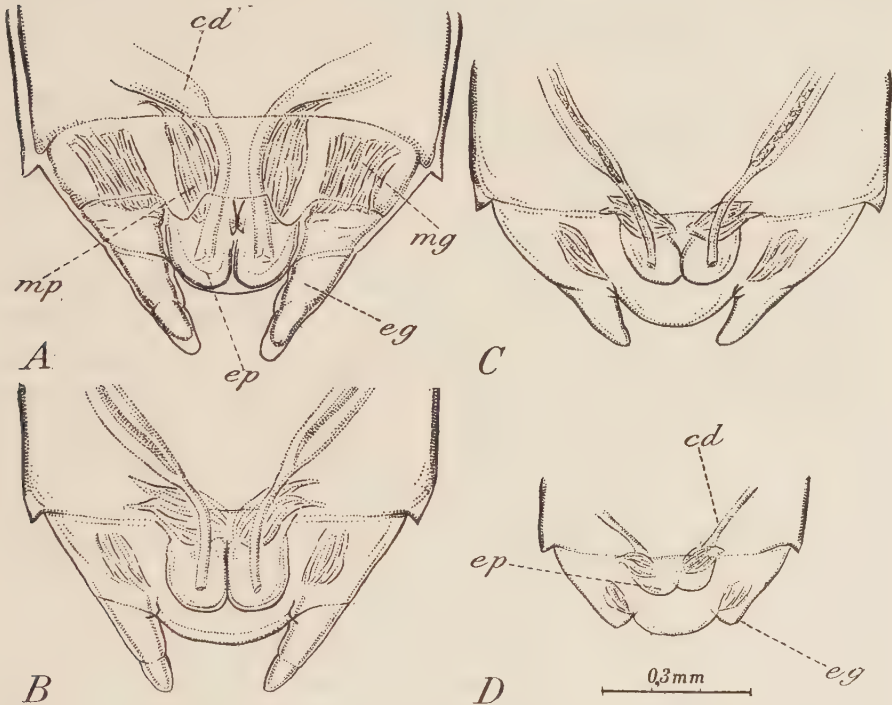


FIG. XXVII. *Heptagenia lateralis*, réduction des ébauches copulatrices des nymphes ♂♂ sous l'action de *Symbiocladius*; A, nymphe normale en fin de croissance, taille 7 mm.; B-D, nymphes parasitées, toutes au dernier stade, de tailles décroissantes suivant la précocité de l'infestation; B, 7 mm.; C, 6,5 mm.; D, 4,3 mm.; 9^e segment abdominal, face sternale ($\times 65$); cd, canal déférent; eg, ébauche gonopodiale ep., ébauche pénienne; mg, muscles gonopodiaux; mp, muscles pénien.

soit le degré d'atrophie de la nymphe parasitée. D'autre part, on a déjà vu que le parasitisme de *Symbiocladius* ne supprime pas les différences de taille entre les deux sexes (p. 154).

Dans les deux espèces-hôtes, les nymphes mâles indemnes au dernier stade montrent à la face ventrale de l'avant-dernier segment abdominal, les ébauches du futur appareil copulateur de l'Éphémère adulte (fig. XXVII,

A; xxviii, A). Le bord caudal du 9^e sternite — au lieu de former une simple expansion comme chez les femelles — porte une paire d'appendices digitiformes représentant les gonopodes, de chaque côté d'une plaque médiane plus courte qu'eux et convexe chez *Heptagenia*, émarginée chez *Rhithrogena*. Au-dessous de la plaque médiane, se trouvent les deux lobes péniers, auxquels aboutissent les canaux déférents. Les gonopodes nymphaux possèdent deux articles chez *Heptagenia*, qui ne sont pas distinctement visibles chez *Rhithrogena*. Ils renferment les bourgeons hypodermiques des gonopodes subimaginaux, fortement développés et plissés chez les nymphes mûres. Chacune des quatre pièces copulatrices — gonopodes et pénis pairs — présente à sa base un volumineux paquet musculaire.

Examinons maintenant la région copulatrice (fig. xxvii, B-D) de trois ♂♂ parasités d'*Heptagenia* d'une taille de 7, 6,5 et 4,7 mm., ceux-là mêmes utilisés pour illustrer la réduction des fourreaux alaires (fig. xxi, B, C, F). Par rapport à la nymphe ♂ normale, longue de 7 mm., on constate un degré d'atrophie d'autant plus prononcé, que l'exemplaire parasité est plus petit et que ses fourreaux alaires sont plus courts. En effet, les gonopodes, encore biarticulés chez le sujet de 7 mm. (B), apparaissent indivis chez celui de 6,5 mm. (C) et ils offrent un raccourcissement progressif tel, que chez l'échantillon de 4,7 mm. (D), ils sont réduits à deux moignons, que la plaque médiane arrive à dépasser. Dans la même série, les lobes péniers sont graduellement rapetissés, en s'éloignant du bord caudal de la plaque médiane et devenant incomplètement séparés entre eux. L'atrophie progressive gagne en même temps les paquets musculaires et les conduits déférents. Seule la nymphe parasitée de 7 mm. possède les pièces copulatrices doublées intérieurement de minces bourgeons hypodermiques. La comparaison de la région copulatrice de deux *Rhithrogena* parasitées, de 7,5 et 5,8 mm. de long, à celle d'une nymphe ♂ indemne mesurant 8,5 mm., relève des faits semblables (fig. xxviii, A-C). Là aussi, les degrés de réduction intéressant les gonopodes, les pénis, leurs muscles et les canaux déférents, vont parallèlement à l'atrophie des fourreaux alaires (fig. xxii, B, C) et à la diminution de la taille.

J'insiste sur ce que les nymphes parasitées en question, du fait d'être porteuses du sac vide de *Symbiocladius*, se trouvent bien à un même stade, équivalant au dernier stade du développement nymphal normal. Les effets de réduction des ébauches copulatrices mâles ne sont donc nullement imputables à des différences de stade évolutif. La meilleure preuve est que chez les subimagos atrophiques écloses aux dépens d'hôtes privés de leur ecto-

parasite (p. 144) et où l'identité du stade est évidente, l'appareil copulateur offre des degrés de réduction du même ordre. En effet, considérons à côté de la région copulatrice d'une subimago ♂ normale d'*Hep- tagenia*, longue de 7 mm., celles appartenant à trois subimagos atro- phiques d'une taille entre 7 et 5,8 mm. (fig. XXIX, A-D), sub- imagos dont la plus grande et la plus petite sont représentées en entier ailleurs (fig. 35, 37, pl. V). De pair avec la réduction de la taille et des ailes, les gonopodes normalement composés de quatre articles, per- dent graduellement leur segmentation et subis- sent un raccourcisse- ment considérable. Le bord caudal du 9^e ster- nite forme encore les deux processus internes caractéristiques pour l'espèce, chez le sujet le moins atrophique (B), mais il est de- meuré simplement con- vexes, pareillement à la nymphe, chez les deux

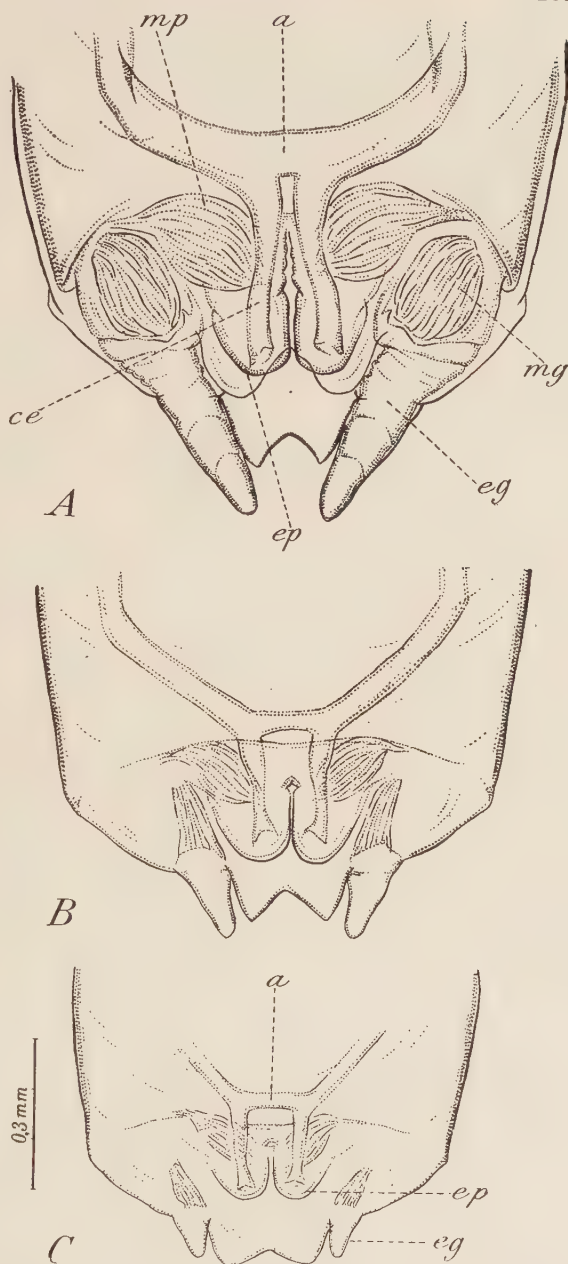


FIG. XXVIII. *Rhythrogena semicolorata*, réduction des ébauches copulatrices des nymphes ♂ sous l'action de *Symbiocladius*; A, nymphe normale en fin de croissance, taille 8,5 mm.; B-C, nymphes parasitées, dernier stade, de tailles décroissantes suivant la précocité de l'infestation; B, 7,5 mm.; C, 5,8 mm.; 9^e segment abdominal, face sternale ($\times 65$); a, anastomose des canaux déférents; ce, canal éjaculateur; eg, ébauche gonopodiale; ep, ébauche pénienne; mg, muscles gonopodaux; mp, muscles pénien.

autres (C,D). Les pénis pairs, au lieu d'être complètement à l'extérieur, n'émergent que partiellement en arrière du 9^e sternite chez la subimago la moins atteinte (B), pour rester totalement cachés sous le bord de ce sternite chez les subimagos suivantes (C, D), qui conservent aussi à cet égard une conformation nymphale.

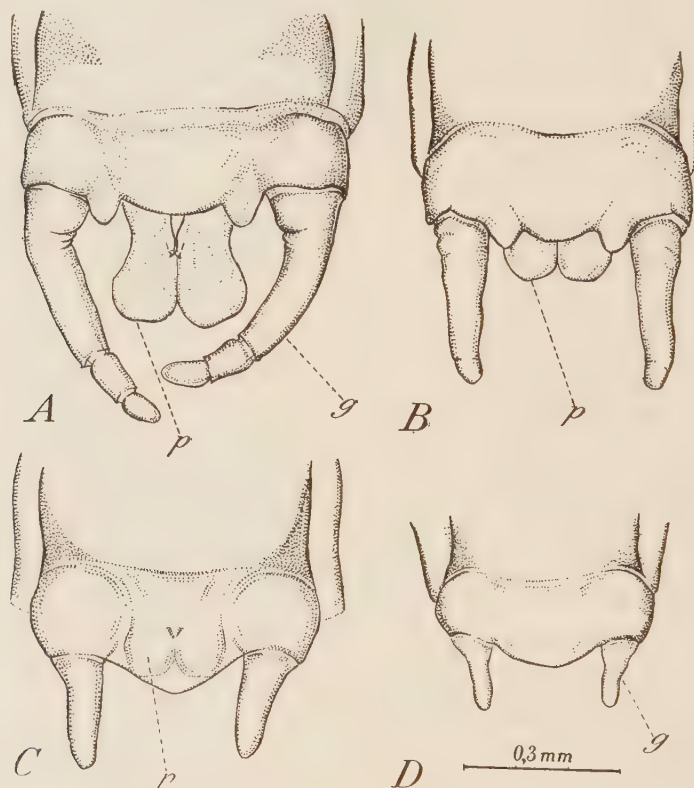


FIG. XXIX. *Heptagenia lateralis*, réduction des pièces copulatrices des subimagos atrophiques écloses des nymphes expérimentalement privées de leur *Symbiocladius*; A, subimago normale, taille 7 mm.; B-D, subimagos dans l'ordre croissant de l'atrophie suivant la précocité de l'infestation; B, 6,3 mm. (fig. 35, pl. V; n° 1, tabl. XVI); C, 7 mm. (n° 6, tabl. XVI); D, 5,8 mm. (fig. 37, pl. IV; n° 5, tabl. XVI); 9^e segment abdominal, face sternale ($\times 65$); g, gonopodes; p, pénis.

Les degrés d'atrophie des ébauches copulatrices des nymphes parasitées, reproduisent différents stades plus jeunes du développement normal de ces organes. Ceux-ci, de même que les fourreaux alaires, ont normalement une croissance discontinue, s'effectuant à la faveur des mues nymphales successives, et d'allure dysharmonique, puisqu'ils augmentent plus rapidement que le corps. Déjà IDE (1935) avait noté la similitude de croissance entre les appendices copu-

lateurs et les fourreaux alaires, chez les nymphes canadiennes d'*Ephe-mera simulans* et *Stenonema canadense*. D'autre part, mes figures des pièces copulatrices réduites sous l'influence de *Symbiocladius* ressemblent beaucoup aux croquis de cet auteur sur le développement des mêmes pièces chez *St. canadense* (pl. VIII, fig. 25 a-32 a) se rattachant d'ailleurs à la même famille des *Ecdyonuridae*. Ainsi, il est clair que la région copulatrice des nymphes parasitées est plus ou moins en retard sur l'ontogenèse générale des hôtes, qui ont tous atteint leur dernier stade nymphal. Le rappel des stades plus jeunes, résulte d'une inhibition de la croissance des appendices copulateurs, s'exerçant depuis le moment de la prise de possession de l'hôte; ce moment étant variable, plus il aura été précoce, plus les ébauches seront figées à un stade reculé.

III. — ORGANES GÉNITAUX DES NYMPHES NORMALES

On sait depuis le beau travail de PALMÉN (1884), que parmi les Insectes, les Éphémères possèdent des organes reproducteurs très primitifs en raison de la disposition entièrement paire de toutes leurs parties constitutives : glandes, conduits et orifices génitaux. HEBERDEY (1931, p. 468) a plus récemment mis au point la question dans une révision sur l'ensemble des Insectes¹. Chez les *Ecdyonuridae*, l'appareil génital n'a fait l'objet d'aucune autre recherche ultérieure à celle de PALMÉN, laquelle porte spécialement sur *Ecdyonurus venosus*. Pour ce qui est des deux Éphémères considérées ici, on ne trouve chez cet auteur qu'une représentation de la région copulatrice d'une imago ♂ de *Rhithrogena semicolorata* (pl. II, fig. 30). Dans ce qui suit, je donne un aperçu de l'organisation anatomique et de l'évolution germinale des organes génitaux mâles et femelles chez les nymphes normales de *Rhithrogena* et d'*Heptagenia* au dernier stade nymphal. Ces données vont nous guider dans l'appréciation des phénomènes de castration qui se produisent chez les Ephémères-hôtes sous l'influence du Chironomide ectoparasite.

a) *Mâles*. — Les testicules des nymphes mûres de *Rh. semicolorata* apparaissent comme deux sacs tubuleux, aux contours ondulés, qui s'étendent dans la région latéro-dorsale du corps, de chaque côté de l'intestin, depuis le métathorax jusqu'au 6^e segment abdominal (fig. xxx, A). Leur extrémité antérieure porte un grêle filament apical de suspension,

1. Voir également NEEDHAM, TRAYER, Hsu (1935, p. 49, pl. X, XI; p. 87, fig. 5).

fait exceptionnel pour les gonades mâles d'Insectes (HENNEGUY 1904, p. 174). Ils se prolongent par deux canaux déférents, présentant chacun une courte portion très fine, suivie d'une autre plus longue, notablement épaissie, dont la partie proximale est considérée comme une vésicule séminale. Vers la fin du 8^e segment, les spermiductes quittent leur trajet rectiligne et s'infléchissent ventralement sous l'intestin, pour donner naissance, au début du 9^e sternite, à une anastomose transverse, dont ils ne tardent pas à se séparer sous la forme d'une paire de canaux éjaculateurs, courts et rapprochés, pénétrant chacun dans une ébauche pénienne. Parmi les Éphémères, l'anastomose ventrale des canaux déférents n'est décrite que chez *Polymitarcis virgo* par PALMÉN (1884, p. 45, pl. II, fig. 34; pl. V, fig. 77), qui cependant ne l'a pas vue chez *Rhithrogena*.

Sur coupes, les testicules de *Rhithrogena* au commencement de l'ultime stade nymphal, ne montrent sous leur paroi formée d'une seule couche cellulaire, aucun groupement particulier des éléments germinaux, qui se succèdent en l'absence de tout cloisonnement, d'un bout à l'autre de la glande. Deux minces cordons pleins continuent les spermiductes le long de la face ventrale des testicules. La plupart des cellules séminales sont à l'état de jeunes spermatides allongées, à noyaux arrondis et compacts, devenus fusiformes chez quelques-unes plus avancées. Mais parmi elles, on trouve encore des îlots d'éléments moins évolués, dont les plus jeunes sont des spermatocytes de 1^{er} ordre, ayant la chromatine disposée en filaments leptotènes. La spermiogenèse s'achève durant le dernier stade nymphal, de sorte qu'à la veille de l'éclosion subimaginale, les testicules (fig. xxx, A) sont bondés de paquets de spermatozoïdes, qui cependant ne descendent pas dans les conduits déférents.

Chez les nymphes d'*H. lateralis*, l'appareil reproducteur mâle diffère en plusieurs points de celui de l'espèce précédente. A l'abri d'une mince enveloppe péritonéale, le contenu des testicules pairs, est divisé en de nombreuses ampoules, tenant 3 à 4 dans une coupe transversale et s'insérant sur les canaux déférents qui longent complètement la face inférieure des gonades, où ils sont beaucoup plus développés que chez *Rhithrogena*. Dépourvus d'anastomose ventrale, les spermiductes demeurent absolument séparés, s'atténuant seulement avant d'aboutir aux deux ébauches pénienues (fig. xxvii, A). Bien que réparties en cystes, les cellules spermatiques présentent une évolution remarquablement synchrone, se trouvant au début du dernier stade nymphal, à l'état de spermatocytes de

1^{er} ordre dans la phase leptotène, ce qui marque un retard vis-à-vis de la spermatogenèse de *Rhithrogena*. Néanmoins, à l'approche de l'éclosion imaginale, les spermatozoïdes filiformes sont déjà constitués, certains

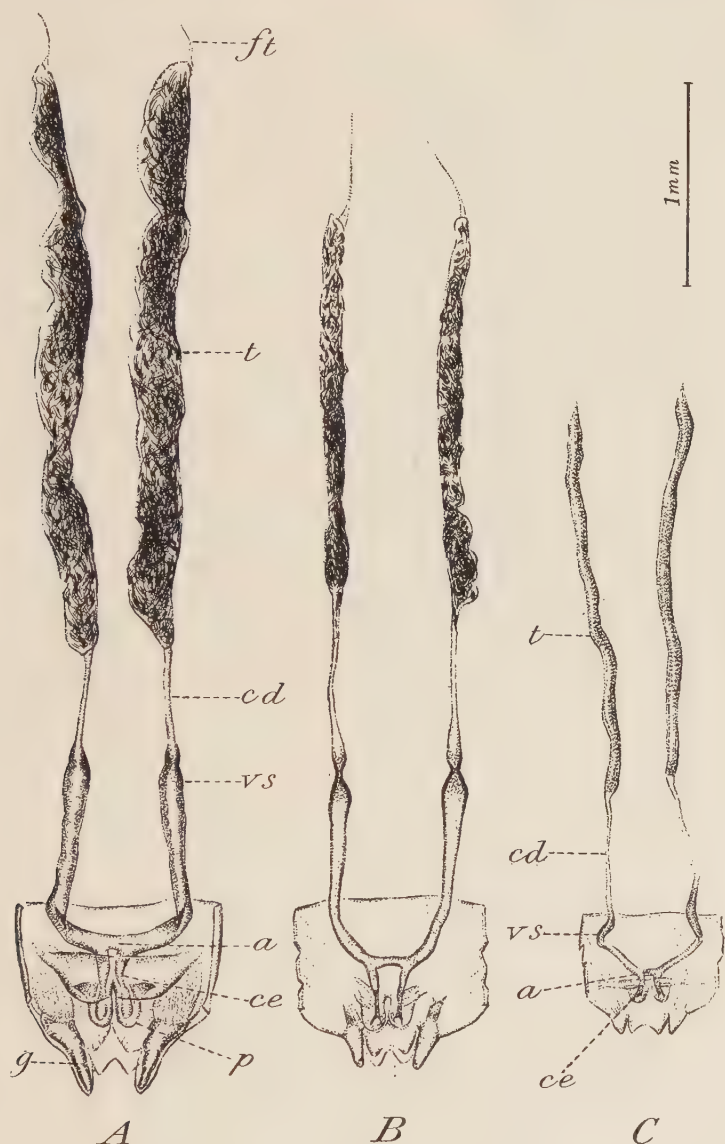


FIG. XXX. *Rhithrogena semicolorata*, action de *Symbiocladius* sur l'appareil génital ♂; A, nymphe normale en fin de croissance, taille 8,5 mm.; B-C, nymphes parasitées, dernier stade, tailles décroissantes suivant la précocité de l'infestation; C, 7,5 mm.; C, 5,3 mm. Organes internes et 9^e sternite abdominale, vue dorsale ($\times 27$). *In toto*, de Beauchamp, hémaluri, baume; a, anastomose des canaux déférents; cd, canal déférent; ce, canal éjaculateur; ft, filament terminal; g, gonopodes; p, pénis; t, testicule; vs, vésicule séminale.

d'entre eux ayant passé dans la partie des conduits déférents, sous-jacente aux ampoules. *Grosso modo*, les organes génitaux mâles d'*H. lateralis* ressemblent à ceux d'*Ecdyonurus venosus*, tels que PALMÉN (1884, p. 40) les a fait connaître.

b) *Femelles*. — Considérons l'appareil reproducteur femelle chez une *Rhithrogena* au début du dernier stade nymphal (fig. xxxi, A). Les ovaires forment deux bandes peu épaisses qui commencent dans le métathorax et après avoir suivi un trajet latéro-dorsal, à droite et à gauche de l'intestin, finissent dans le 6^e segment abdominal. Leurs extrémités antérieures s'étirent en une paire de longs filaments apicaux, dont les insertions médio-dorsales remontent jusqu'au commencement du mésothorax. Les deux conduits évacuateurs courent le long du bord ventral des ovaires, où on les a appelés calices, le nom d'oviductes étant alors réservé aux courts segments pairs qui, en s'infléchissant, passent du côté ventral pour relier les gonades à l'emplacement de l'ouverture génitale externe. Fermée chez les nymphes, la vulve se creusera dans le repli intersegmentaire des 7^e et 8^e sternites abdominaux, et c'est à son niveau que confluent les deux oviductes auparavant complètement distincts.

A l'intérieur de leur feuillet externe, les ovaires comprennent une multitude de gaines ovariennes en chapelet, disposées sur 4 à 5 rangées longitudinales dans l'épaisseur de chaque glande, et s'insérant sur les deux calices, de manière que leurs apex libres et grêles, soient dirigés dorsalement et vers l'avant. A l'extrémité antérieure des ovaires, c'est de la convergence des apex filiformes des tubes ovariens, que naissent les deux filaments terminaux. Sur coupes, les gaines ovariennes présentent un amas apical d'ovocytes jeunes, auquel font suite plusieurs follicules, d'autant plus grands qu'ils sont plus près du calice. Les follicules ellipsoïdaux se composent d'une seule assise périphérique de cellules folliculaires et d'un unique ovocyte central en voie de croissance. Les ovaires des Éphémères en question appartiennent au type panoïstique, puisque leurs ovarioles sont dépourvues de cellules vitellogènes, les enclaves vitellines étant élaborées par le cytoplasme ovulaire lui-même. A la constitution des gaines ovariennes ne participent donc que les éléments germinaux à multiplication apicale et les cellules folliculaires, qui prolifèrent du voisinage du calice à la rencontre des premiers.

La principale différence entre les organes génitaux femelles des deux espèces considérées, c'est que chez *Rhithrogena* au début du dernier stade nymphal, dans tous les follicules basilaires, contigus au calice, les ovules

sont chargés de boules vitellines basophiles, alors que chez *Heptagenia*, ces ovules en sont exempts à la même époque. Il est à remarquer, que tout

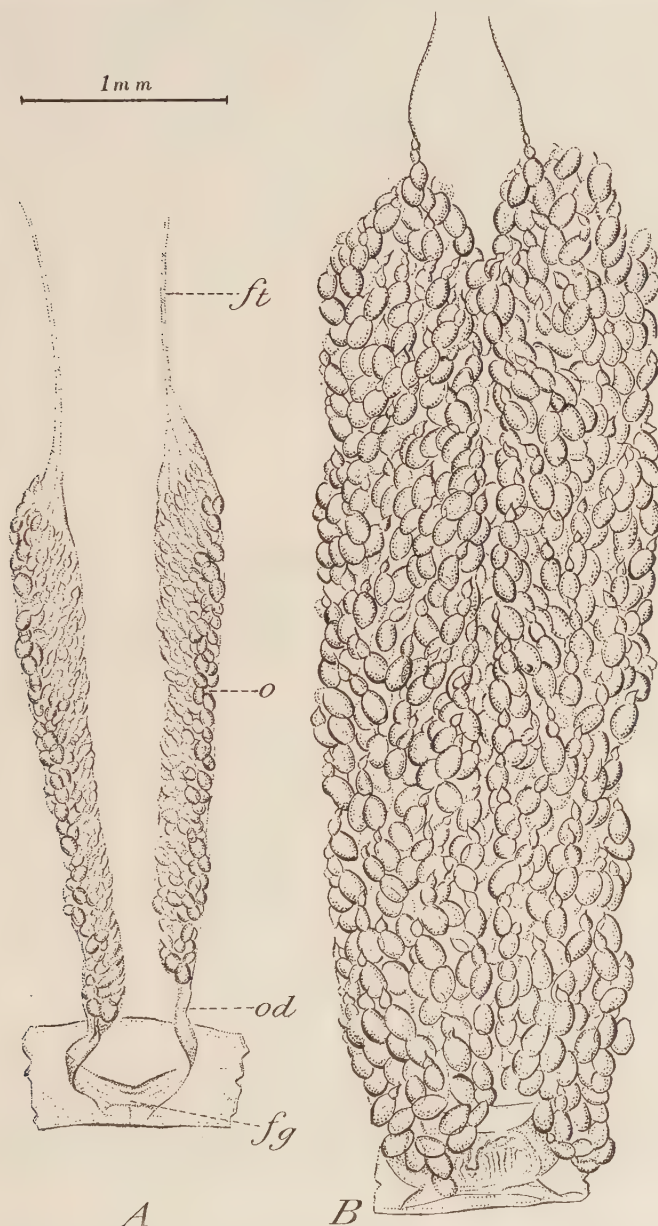


FIG. XXXI. *Rhithrogena semicolorata*, ♀♀ normales, développement des ovaires au cours du dernier stade nymphal; A, nymphe venant d'entrer dans son dernier stade; B, nymphe prête pour l'éclosion subimaginale. Organes internes et 7^e sternite abdominal, vue dorsale ($\times 27$). *In toto*, de Beauchamp, hémalun, baume; fg, fente génitale; ft, filament terminal; o, ovaire, od, oviducte.

comme la spermiogenèse, la vitellogenèse commence plus tôt chez *Rhithrogena* que chez *Heptagenia*¹. En outre, 4 ovules par tube ovarien mûrissent généralement chez *Rhithrogena*, et 3 seulement chez *Heptagenia*.

Par suite de la maturation des ovules, les gonades femelles prennent une extension considérable à la fin du dernier stade nymphal. Chez *Rhithrogena* (fig. XXXI, B), les ovaires mûrs deviennent deux volumineux paquets allongés, coalescents suivant la ligne médio-dorsale et épousant la forme du corps, qu'ils occupent presque entièrement du métathorax au 7^e segment abdominal. Quantité d'œufs sont descendus des follicules à l'intérieur des calices, notablement dilatés. Le développement des follicules rend plus courtes les portions terminales des oviductes qui, en revanche, se sont élargies. Les ovules libérés dans les calices sont comblés de plaquettes vitellines et leur chorion est garni, surtout à l'un des pôles, d'appendices enroulés en vrille, dont PALMÉN fait mention chez *Ecdyonurus venosus* (p. 64, pl. III, fig. 40-41)².

IV. — CASTRATION PARASITAIRE DES NYMPHES-HÔTES

a) *Mâles*. — L'état d'atrophie des organes reproducteurs mâles est lié au degré de réduction de la taille, chez les hôtes marqués par le sac vide de *Symbiocladius*, comme étant à la fin de leur dernier stade nymphal. Soit les tractus génitaux complets appartenant à deux mâles parasités de *Rhithrogena*, longs de 7,5 et 5,3 mm. (fig. xxx, B, C) en comparaison de celui d'une nymphe mûre indemne d'une taille de 8,5 mm. (fig. xxx, A). Les dimensions de l'ensemble du tractus génital, décroissent parallèlement à la taille du sujet. Les testicules de la nymphe de 7,5 mm., bien qu'amoin-dris, sont encore pleins de spermatozoïdes; ils apparaissent très rétrécis et n'en renferment plus chez celle de 5,3 mm. Les canaux déférents sont principalement atteints dans leur portion distale glandulaire, qui montre une paroi amincie chez l'hôte le plus grand (B); toute cette portion est demeurée imparfaitement différenciée chez le plus petit (C). Enfin, les ébauches copulatrices offrent les degrés d'atrophie déjà étudiés (p. 168).

De l'examen des coupes de plusieurs *Rhithrogena* parasitées, il en résulte que la spermatogenèse ne s'achève plus à partir d'une taille de

1. Pourtant, les nymphes de *Rhithrogena* habitant des eaux plus froides que celles d'*Heptagenia*, les choses se passent comme si ces processus étaient plus avancés au début du dernier stade nymphal de l'espèce plus sténotherme, afin de pouvoir s'achever jusqu'à l'échéance commune qui est l'éclosion subimaginale.

(2) Voir également NEEDHAM, TRAVER, HSU (1935, p. 77, pl. XV, fig. 11-12).

6,3 mm. Les testicules sont peuplés alors d'éléments à tous les stades entre les spermatocytes de 1^{er} ordre et les spermatides fusiformes, avec prédominance de jeunes spermatides à noyau compact et rond, stades répartis suivant d'étroites zones transversales, qui alternent tout à fait irrégulièrement. Il y a eu donc, ralentissement de l'évolution testiculaire, qui à la veille de l'éclosion subimaginale n'a pu dépasser l'étape correspondant normalement au début du dernier stade nymphal.

Chez les *Heptagenia* parasitées, l'étude histologique des gonades mâles conduit à des résultats comparables. Dans les testicules déjà réduits d'une nymphe longue de 6,5 mm., les cystes ont élaboré des spermatozoïdes, qui se sont en partie déversés dans le segment sous-jacent des spermiductes. Par contre, les testicules d'un hôte de 4,8 mm., présentent des ampoules dont les éléments, aux noyaux plus ou moins pycnotiques se trouvent dans différents stades variant avec chaque ampoule, depuis les spermatogonies jusqu'aux spermatides fusiformes. Dans le cas de l'*Heptagenia* plus petite, l'enrayement de la spermatogenèse s'est donc compliqué par la rupture du synchronisme évolutif entre les cystes et la dégénérescence des cellules séminales.

En définitive, tout en subissant une réduction de leur volume, les gonades mâles des Éphémères-hôtes ne sont pas toujours stérilisées; en effet, l'inhibition de la spermatogenèse, n'a lieu qu'au-dessous d'une certaine taille des sujets parasités, qui présentent en même temps des pièces copulatrices et des fourreaux alaires très réduits. Ces corrélations indiquent que la castration des testicules ne survient que chez les hôtes infestés à un stade assez précoce de leur développement nymphal.

b) *Femelles*. — Considérons les appareils génitaux *in toto* provenant de deux *Rhithrogena* femelles, pourvues du sac vide de *Symbiocladius* et mesurant 8,5 et 5 mm. de long (fig. XXXII, B, C). Suivant la taille des nymphes, il y a une différence notable entre les dimensions générales de leur tractus génital, mais contrairement aux glandes mâles, ceux-ci apparaissent également atteints de ravages considérables, quand on les compare aux ovaires d'une *Rhithrogena* indemne, longue de 10 mm., à la fin de son dernier stade nymphal (fig. XXXI, B). L'atrophie frappe en premier lieu la lignée germinale et corrélativement les oviductes. En effet, les ovaires de l'hôte plus grand (XXXII, B) ne contiennent à la place des gaines ovariennes, que de rares amas d'ovocytes apicaux, suivis généralement de très jeunes follicules et, çà et là, d'un follicule plus gros. Chez la nymphe plus petite (C), il n'y a même pas trace de follicules et

les amas d'ovocytes apicaux sont dans un état avancé de dégénérescence. J'ai retrouvé des images correspondantes sur les coupes histologiques de trois *Rhithrogena* parasitées longues de 6,5 à 8 mm.

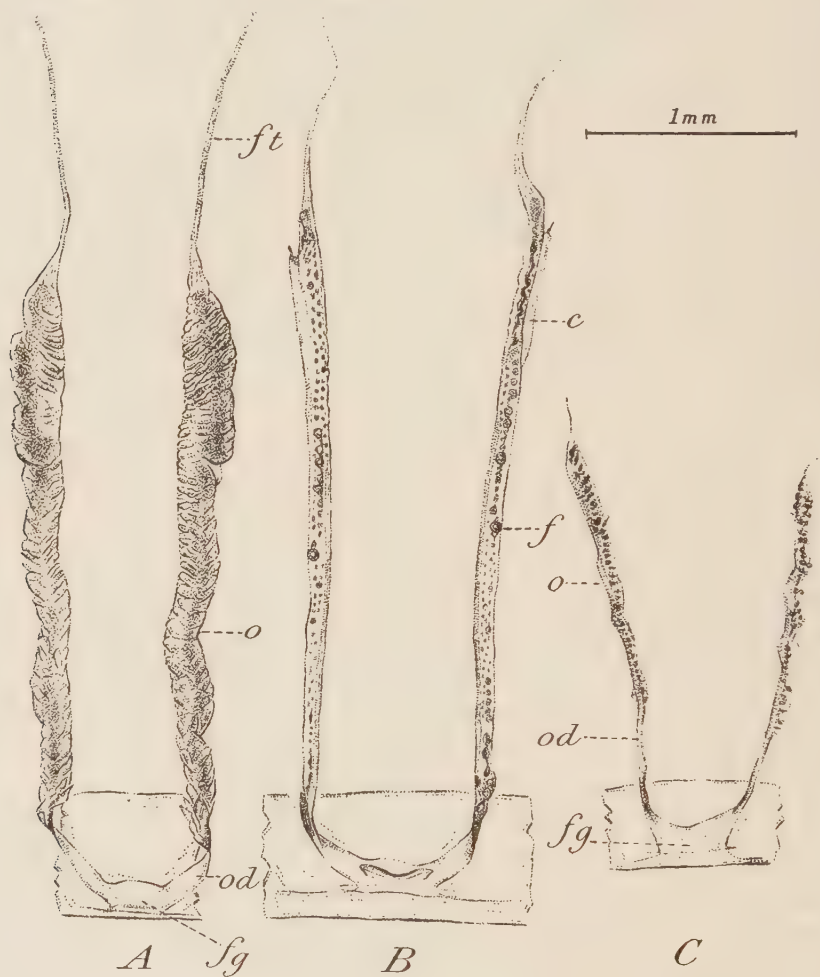


FIG. XXXII. *Rhithrogena semicolorata*, castration parasitaire des nymphes ♀♀ sous l'action de *Symbiocladius*; A, hôte au début de son dernier stade nymphal, taille 7,5 mm. (comparer à la figure XXXI A); B-C, hôtes au sac vide de *Symbiocladius* à la fin de leur dernier stade nymphal, de tailles décroissantes, suivant la précocité de l'infestation; B, 8,5 mm.; C, 5 mm. (comparer à la figure XXXI B). Organes internes et 7^e sternite abdominale, vue dorsale ($\times 27$). *In toto*, de Beauchamp, hémalun, baume; c, calix; f, follicule; fg, fente génitale; ft, filament terminal; o, ovaire; od, oviducte.

Comment se réalise cette remarquable castration des ovaires? Examinons les organes génitaux d'une *Rhithrogena* femelle de 7,5 mm. de taille, sacrifiée non pas à la fin, mais au début de son dernier stade nymphal,

alors que son ectoparasite venait seulement d'entrer dans son IV^e stade larvaire (fig. xxxii, A). Les ovaires en question ont un volume à peine inférieur à celui des glandes normales, prélevées au même moment (fig. xxxi, A), et d'autre part, ils sont plus développés que ceux d'une plus grande nymphe parasitée en fin de croissance (fig. xxxii, B). Aussi, renferment-ils encore de nombreux tubes ovariens, bien que déjà insuffisamment différenciés : amas d'ovocytes apicaux et jeunes follicules, dont aucun en vitellogenèse. Les coupes d'ovaires d'une *Rhithrogena* parasitée, longue de 9,3 mm. fixée au même stade, montrent, en outre, que pas mal d'ovocytes et de cellules folliculaires sont atteints d'une nécrose d'homogénéisation basophile¹, figurant des éléments colorés en noir opaque avec l'hématoxyline ferrique. Il n'y a là que le commencement de la dégénérescence que les ovaires, préalablement retardés dans leur évolution, vont subir pendant le dernier stade nymphal de l'Éphémère, contemporain à la fin de la vie larvaire de *Symbiocladius*. On verra (p. 213) que cet intervalle correspond à la phase leucémique des hôtes, où les



FIG. xxxiii. *Rhithrogena semicolorata*, ovaires des nymphes ♀♀ privées de leur *Symbiocladius* au début de leur dernier stade nymphal et maintenues en élevage jusqu'à leur métamorphose abortive. Tailles décroissantes suivant la précocité de l'infestation; A, 8,5 mm. (n° 1, tabl. XIX); B, 6,5 mm. (n° 10, tabl. XIX). Comparer aux figures xxxi B et xxxii B, C. Organes internes et 7^e sternite abdominal, vue dorsale ($\times 27$). *In toto*, de Beauchamp, hémalun, baume; f, follicule; fg, fente génitale; ft, filament terminal; o, ovaire; od, oviducte.

1. Terme adapté de l'Anatomie pathologique (voir ROUSSY, LEROUX, OBERLING 1933, I, p. 22).

réerves des ovaires servent à la nutrition des leucocytes néoplasiques, en second lieu après celles des nappes adipeuses. D'après les coupes, c'est l'envahissement par les cellules néoplasiques qui détermine, sans phagocytose, le dépeuplement et la fonte des ovaires jusqu'à la stérilisation décrite précédemment.

D'un autre côté, l'action du Chironomide avant l'ultième stade nymphal des Éphémères, peut à elle seule avoir des effets profonds sur les gonades femelles de celles-ci. Examinons à ce sujet, l'état des ovaires de deux *Rhithrogena* d'une taille de 8,5 et 6,5 mm., privées de leur *Symbiocladius* immédiatement après leur dernière mue effective et gardées en élevage jusqu'à leur métamorphose abortive (tabl. XIX, nos 1 et 10). Les ovaires de la nymphe la plus grande (fig. XXXIII, A), loin d'atteindre le développement de ceux d'une femelle indemne près de son éclosion subimaginale (fig. XXXI, B), se rapprochent plutôt de la condition des ovaires normaux au début du dernier stade nymphal (fig. XXXI, A). Bien que soustraits à l'influence finale de l'ectoparasite, ils sont demeurés stationnaires, ne présentant que des amas d'ovocytes apicaux et des follicules, dont les plus avancés sont à peine entrés en vitellogenèse. Quant à la *Rhithrogena* la plus petite, ses ovaires (fig. XXXIII, B) ont subi une castration tout aussi intense, comme si le Chironomide n'eût pas été enlevé (comparer aux fig. XXXII, B, C). Dans ce dernier cas, il est digne de remarquer que la nymphe déparasitée offrait les mêmes signes de métamorphose que la *Rhithrogena* normale, ayant fourni les ovaires représentés par la fig. XXXI, B, ce qui est une preuve directe de l'identité des stades comparés. Deux facteurs concourent à la forte régression des ovaires en question : d'une part la contamination précoce dont témoigne la taille nymphale réduite, d'autre part l'infiltration leucocytaire des glandes, par suite de la généralisation du processus néoplasique, s'effectuant même après l'enlèvement de l'ectoparasite (voir p. 217).

Chez les *Heptagenia* parasitées, l'examen histologique des ovaires apporte des résultats concordants. Soit deux nymphes, fixées immédiatement après leur dernière mue effective, quand elles mesuraient 9 et 6 mm. de long, bien qu'étant rigoureusement du même âge; les ovaires de la première possèdent des gaines ovariennes avec de nombreux follicules, tandis que dans ceux de la seconde, prédominent des amas d'ovocytes apicaux, souvent en dégénérescence. Les Chironomides respectifs se trouvant au début de leur IV^e stade larvaire, ce qui a fait varier la taille

des hôtes et l'état de leurs ovaires, ce fut le moment de la contamination, tardif pour l'*Heptagenia* la plus grande. C'est pour des raisons du même ordre que chez une *Heptagenia* de 7 mm., pourvue du sac vide de *Symbiocladius*, les ovaires comprennent encore des restes de tubes ovariens, alors que chez un sujet de 4,8 mm., ils sont réduits à des amas d'ovocytes apicaux, disloqués et dégénérés.

En somme, les ovaires des Éphémères-hôtes finissent, sans exception, par être littéralement stérilisés; l'action parasitaire les altère donc plus profondément que les testicules. Leur castration s'effectue en deux temps : d'abord, jusqu'au dernier stade nymphal, leur volume est plus ou moins réduit et leur évolution plus ou moins ralentie, selon la précocité de la contamination; ensuite, pendant le dernier stade nymphal, ils subissent une forte dégénérescence du fait que leurs réserves sont détournées au profit de la prolifération généralisée des leucocytes néoplasiques, phénomène dont il est question plus loin (p. 211).

CHAPITRE VI

NUTRITION DE L'ECTOPARASITE ET RÉACTION INFLAMMATOIRE DE L'HÔTE

§ 1. — Cytologie du sang normal des espèces-hôtes

Bien que strictement ectoparasite, la larve de *Symbiocladius*, dès son premier stade, détermine dans l'hémocoèle des nymphes-hôtes deux ordres de phénomènes réactionnels, ayant chacun comme support un type défini de leucocytes. Corrélativement, sa nutrition est entièrement hémophage, utilisant les produits de l'une de ces réactions sanguines. C'est pourquoi, je fais précéder l'étude de la nutrition et des effets de l'action directe de ce Chironomide, par un aperçu sur la composition cytologique du sang normal, d'abord chez les Insectes en général, ensuite chez les Éphémères qui lui servent d'hôtes.

I. — LEUCOCYTES DES INSECTES

a) *Extension des données bibliographiques.* — L'image cytologique du sang varie à travers les différents groupes d'Insectes¹. Assez simple chez

1. Parmi les Diptères, chez les larves rouges de certains *Chironomus* (*plumosus*, *thumi*, *lobiferus*), le plasma sanguin est même complètement dépourvu de leucocytes (CUÉNOT 1887, 1891, p. 387; PAUSE 1919, p. 408; LANGE 1922).

les Orthoptères et les Odonates, elle s'enrichit chez les Hyménoptères et les Hémiptères, pour atteindre une grande complexité chez certains Coléoptères et les Lépidoptères. Voici suivant les groupes, l'ordre chronologique des auteurs et les espèces principalement étudiées, une énumération des travaux modernes les plus importants, qui ont contribué à la connaissance des propriétés morphologiques et fonctionnelles des leucocytes des Insectes.

Orthoptères : CUÉNOT 1896, p. 311, *Gryllus domesticus*; HOLLANDE 1911, p. 284, *G. campestris*, *Eugaster*, *Orphanina*, *Decticus*, *Nemobius*; ZOTTA 1921 a, *Carausius morosus*; BOGOÏAVLENSKII 1932, *C. morosus*.

Odonates : KOLLMANN 1908, p. 130, *Aeschna*.

Siphonaptères : CHEN 1934, p. 619, *Ctenocephalides felis*.

Hyménoptères : HOLLANDE 1911, p. 318, Tenthredinides; PAILLOT 1933, p. 220, *Neurotoma nemoralis*.

Hémiptères : HOLLANDE 1911, p. 288, *Lygaeus*, *Pyrrhocoris apterus*, Aphides, Coccides; ZOTTA 1921 b, *P. apterus*; POISSON 1924, p. 150, *Gerris gibbifera*.

Coléoptères : HOLLANDE 1909, Coccinellides, Chrysomélides, *Lampyris*; 1911, p. 300, nombreuses espèces; POYARKOFF 1910, p. 9, *Galerucella luteola*; Mme LAZARENKO 1925, p. 440, *Oryctes nasicornis*, larve; GEBHARDT 1932, plusieurs Carabides; PAILLOT 1933, p. 218, *Melolontha*, Elatérides; MURRAY et TIEGS 1935, p. 443, *Calandra oryzae*; GRASSÉ et Mlle LESPÉRON 1938, p. 473, *Troctontus silvestrii*, larve.

Lépidoptères. — *Galleria mellonella*: MÉTALNIKOV 1908, p. 576; 1927, p. 61; M. et GOSCHEN 1922, pl. III; IWASAKI 1925, p. 582; 1927, p. 322; REDAELLI 1929; HOLLANDE 1930, p. 232; CAMERON 1934, p. 444. — Autres espèces : HOLLANDE 1911, p. 314, *Chelonia*, *Manestra*, *Hyponomeuta*; Mme HUFNAGEL 1918, p. 54, *Hyponomeuta padella*; PAILLOT 1919 a, nombreuses espèces; 1933, p. 214, *Euproctis chrysorrhoea*; P. et NOËL 1928, *Bombyx mori*, *Pieris brassicae*; AGHAR 1928, p. 27, *Lithosia*, *Agrotis*, *Aporia*, *Pieris*, *Noctuella*; MÉTALNIKOV et CHORINE 1929, *Pyrausta nubilalis*; BOGOÏAVLENSKII 1932, *Bombyx mori*; BLAUSTEIN, 1935, *Ephestia kühniella*.

b) *Types leucocytaires*. — Les meilleurs essais sur la classification des leucocytes d'Insectes sont dus à CUÉNOT (1896), KOLLMANN (1908), MÉTALNIKOV (1908), HOLLANDE (1911, 1930), PAILLOT (1919-1933) et MUTTKOWSKI (1924)¹. En les confrontant, on arrive à distinguer dans le sang circulant des Insectes, les lignées leucocytaires suivantes :

1° *Macronucléocytes*, que PAILLOT (1919 a) a désignés ainsi, en raison de leur grand noyau, entouré par un cytoplasme très peu développé, doué d'affinités colorantes basophiles. Arrondis ou fusiformes, au contour métabole, ils se multiplient par mitose et présentent tous les caractères des cellules jeunes. Ce sont les leucocytes au « stade I » de CUÉNOT et de

1. Je ne cite que pour mémoire le travail de ROOSEBOOM (1937), qui m'est resté inaccessible.

KOLLMANN, les « proleucocytes » et une partie des « phagocytes » de HOLLANDE, les « leucocytes chromophiles » de MUTTKOWSKI, etc.

2° *Micronucléocytes*, que PAILLOT oppose au type précédent, du fait qu'ils renferment un petit noyau au sein d'un abondant cytoplasme, qui ne retient que les colorants acides, et faiblement. Arrondis, étalés, à propriétés amiboïdes, ces éléments ont un fort pouvoir phagocytaire. Ils correspondent aux leucocytes, au « stade II » de CUÉNOT et de KOLLMANN, à certains « phagocytes » de HOLLANDE, aux « amibocytes » de MUTTKOWSKI.

D'après PAILLOT, la phagocytose est l'apanage exclusif des micronucléocytes. Ce sont incontestablement les phagocytes les plus actifs, qui doivent fonctionner seuls chez les Insectes inférieurs, tels les Orthoptères, où les macronucléocytes, petits et indifférenciés, servent uniquement à la multiplication (CUÉNOT). Toutefois, chez des Insectes évolués comme les Lépidoptères, il semble bien que des macronucléocytes, devenus même plus grands que les micronucléocytes, puissent vraiment participer avec ces derniers, aux processus phagocytaires (HOLLANDE, CAMERON).

Macro- et micronucléocytes forment la majorité des éléments figurés du sang des Insectes. En les décrivant chez les Éphémères, j'ai proposé la nomenclature simplifiée de macronucléaires et micronucléaires (CODREANU 1935), à l'exemple des termes employés dans l'hématologie des Vertébrés.

3° *Leucocytes granuleux*, qui ressemblent à des micronucléocytes de taille variable, mais dont le cytoplasme est toujours chargé de grains assez gros, généralement ronds et acidophiles, rarement bacilliformes ou aux affinités différentes, soit basophiles ou amphophiles. Les granulocytes sont amiboïdes et aptes à la phagocytose. Peu nombreux, ils existent dans l'hémolymphe des Orthoptères (CUÉNOT, HOLLANDE, BOGOÏAVLENSKII), des Odonates (KOLLMANN), des Siphonaptères (CHEN) et d'une partie des Coléoptères (HOLLANDE, Mme LAZARENKO).

4° *Enocytoïdes*, terme créé par POYARKOFF (1910) pour des éléments que HOLLANDE (1909) avait également décrits et figurés. Il s'agit de leucocytes plutôt grands, elliptiques ou ronds, peu déformables, incapables de phagocytose, qui ont donc perdu les caractères amibocytaires. Leur noyau, pourvu d'épais grumeaux de chromatine, occupe souvent une position excentrique à l'intérieur de la riche couche cytoplasmique intensivement acidophile et d'aspect homogène ou finement granulé; parfois, il est double.

Les œnocytoïdes se rencontrent en faible proportion (moins de 5 p. 100) dans le sang de beaucoup de Coléoptères et dans celui des Lépidoptères, Hyménoptères et Hémiptères, c'est-à-dire généralement là où manquent les leucocytes granuleux, ce qui fait penser à une relation vicariante entre ces deux types leucocytaires. Néanmoins, HOLLANDE (1911) a constaté la présence simultanée des œnocytoïdes et des granulocytes chez deux Coléoptères, *Melolontha vulgaris* et *Psylliodes nappi*.

Au lieu d'œnocytoïdes, des auteurs récents écrivent par erreur « œnocytes », nom réservé depuis WIELOWIEJSKI (1886) à de grandes cellules fixes d'origine ectodermique, disposées métamériquement dans l'hémocoèle des Ptérygotes (WHEELER 1892) et n'ayant par conséquent, rien à faire avec les leucocytes. Afin d'éviter la confusion et d'aboutir à une terminologie raisonnée des types leucocytaires d'Insectes, je propose pour les œnocytoïdes, le terme de *sterrocytes* (de στερός, ferme, consistant), qui exprime justement le caractère essentiel de ces éléments, d'être très peu déformables en opposition avec les amibocytes vrais (macronucléaires, micronucléaires et granulocytes).

5° *Leucocytes modifiés*, propres à des groupes restreints d'Insectes, à savoir :

α) *Cellules à sphérules* du sang de plusieurs Coléoptères (HOLLANDE). A l'état définitif, ce sont des éléments de grande taille (32 μ de diamètre) arrondis ou ovalaires, caractérisés par un cytoplasme chargé de grosses sphérules basophiles, très consistantes. Ils dérivent des jeunes leucocytes et sont susceptibles de division mitotique à l'approche de la nymphose. Les sphérules peuvent abandonner leurs cellules-mères et se répandre dans le plasma sanguin, qu'elles rendent ainsi opaque.

β) *Cellules à sphérules*, connues chez les Lépidoptères (MÉTALNIKOV, HOLLANDE), où elles apparaissent complètement différentes des précédentes. Arrondies, semblables aux micronucléocytes, elles ont un cytoplasme creusé de vacuoles avec un contenu fluide, ce qui leur ferait mériter plutôt la dénomination de cellules vacuolaires. A vacuoles tantôt pleines, tantôt vides, elles se trouvent dans une proportion de 7-36 p. 100 dans le sang des chenilles (AGHAR), où elles abondent à la veille de la métamorphose, pour disparaître chez l'imago.

γ) *Adipoleucocytes* mesurant 25-35 μ , provenant des « proleucocytes » qui se chargent de gouttelettes graisseuses dans le sang de *Pyrrhocoris apterus* (HOLLANDE). Ils s'en forment, également vers la fin de la vie larvaire, chez les Hémiptères aquatiques (POISSON). Des leucocytes

acidophiles élaborent de volumineuses vacuoles de graisse peu avant la métamorphose chez les Lépidoptères du genre *Hyponomeuta* (HOLLANDE, Mme HUFNAGEL).

δ) *Cellules cirières* libres, que HOLLANDE a vu naître aux dépens des « proleucocytes », dans l'hémolymph des Coccides.

c) *Multiplication et filiation des leucocytes*. — Les anciens auteurs croyaient à l'existence des organes lymphogènes chez les Insectes, et cette idée est parfois reprise dans des travaux récents. Ainsi, KOLLMANN (1908, p. 134) considère les organes phagocytaires des Grillons et des Acridiens, en même temps comme des formations globuligènes. ZAWARZIN (1911, p. 493) attribue un rôle lymphopoiétique à « l'organe ostial » qu'il a découvert autour du vaisseau dorsal des larves d'*Aeschna*. Confirmant les observations de SCHAEFFER (1889, p. 626), Mme HUFNAGEL (1918, p. 62) établit la présence de foyers de prolifération leucocytaire, disposés métamériquement aux confins des nappes adipeuses, chez les chenilles de *Hyponomeuta*. D'après Mme LAZARENKO (1925, p. 454) les divisions mitotiques des jeunes leucocytes n'auraient lieu chez les larves d'*Oryctes*, que dans un organe globuligène pair, se trouvant en rapport avec l'aorte, entre les *corpora allata* et l'intestin; ensuite, les « lymphocytes » passeraient dans le sang circulant pour se différencier en diverses formes leucocytaires. SCHIEDER (1928, p. 133) trouve chez la larve de *Pteronidea* (Tenthredinide), des foyers leucocytaires accolés aux cellules adipeuses périphériques, tout le long du corps, et présentant des mitoses. Enfin, Mmes STARK et MARSHALL (1930) décrivent chez la larve de *Drosophila melanogaster*, des amas lymphoïdes, disposés segmentairement sur les côtés du vaisseau dorsal, et fonctionnant comme des organes phagocytaires et globuligènes à la fois.

Par contre, on sait depuis WHEELER (1892, p. 256) et CUÉNOT (1896), que les leucocytes des Insectes se multiplient par caryocinèses répétées des plus jeunes éléments qui circulent librement dans le sang; quant aux organes lymphogènes, ils se ramèneraient à des observations erronées. C'est cette opinion qui prévaut actuellement, ralliant la plupart de ceux qui ont travaillé dans la cytologie du sang des Insectes. Il est généralement admis que la capacité de multiplication mitotique est dévolue aux seuls macronucléocytes ou à leurs homologues; parmi les leucocytes évolués, il n'y a que les cellules à sphérules des Coléoptères qui offrent des figures caryocinétiques. En désaccord avec ces données, PAILLOT (1933) soutient que dans le sang des chenilles, absolument tous les élé-

ments — macronucléocytes, micronucléocytes, œnocytoïdes et cellules à sphérules — peuvent se diviser mitotiquement et produire des leucocytes pareils à eux-mêmes. D'après CHEN (1934), les micronucléocytes de *Ctenocephalides felis* seraient également susceptibles de division indirecte. À son tour, TAUBER (1936) trouve que toutes les formes cellulaires qui circulent dans le sang de *Blatta orientalis* peuvent entrer en caryocinèse. Même si plusieurs types leucocytaires étaient capables de division mitotique, c'est incontestablement celle des macronucléocytes qui sert principalement à la régénération du stock d'éléments, en remplacement des leucocytes vieillis ou lysés (cf. KOLLMANN, p. 197). La proportion normale des mitoses dans l'hémolymph, est de 5-8 p. 1.000 chez les Gryllides (CUÉNOT), de 3-4 p. 1.000 chez les Lépidoptères (PAILLOT) et jusqu'à 5 p. 1.000 chez *Blatta orientalis* (TAUBER).

En définitive, les jeunes macronucléocytes représentent les cellules-souche, dont se différencient les autres types leucocytaires, plutôt par des voies parallèles que par étapes successives. Dans leur évolution, les leucocytes des Insectes semblent obéir au schéma général, que KOLLMANN (p. 196, fig. 24) a tracé pour les cellules lymphoïdes de tous les Invertébrés. Des macronucléocytes arrondis, comparables aux leucocytes hyalins au stade I de KOLLMANN, dérivent deux principales classes leucocytaires, d'importance inégale : d'une part micronucléocytes, leucocytes granuleux et œnocytoïdes ; d'autre part, cellules à sphérules, à inclusions graisseuses ou cireuses. Avec les macronucléocytes évolués (fusiformes), les micronucléocytes méritent le nom d'amibocytes, grâce à leurs propriétés de mouvement amiboïde, d'étalement et de phagocytose, correspondant aux hyalins au stade II de KOLLMANN. Les caractères amibocytaires sont atténués chez les granulocytes et à peu près nuls chez les œnocytoïdes. On est encore mal renseigné sur les états allotropiques des amibocytes d'Insectes, qui seraient fusiformes à l'état quiescent et deviendraient arrondis et pourvus de pseudopodes aigus à l'état actif. Il semble donc que le passage de E_1 à E_2 , ne comporte pas ici les remaniements structuraux profonds (disparition du linome, émission de lamelles hyaloplasmiques) qui séparent les états allotropiques des amibocytes d'autres Invertébrés (voir FAURÉ-FRÉMIET 1927).

II. — LEUCOCYTES DES ÉPHÉMÈRES NORMALES

GRABER (1871), qui a examiné les globules sanguins d'une cinquantaine d'espèces d'Insectes, nous apprend que les nymphes d'« *Ephemera* » ont

des leucocytes fusiformes ou allongés, très déformables, dont le plus grand diamètre varie entre 12 et 26 μ . Revus par VAYSSIÈRE (1882, p. 103, fig. 27) chez *Cloëon*, par DRENKELFORT (1910, pl. 40, fig. 17) chez *Siphllurus*, les leucocytes des Éphémères ont fait l'objet d'une seule étude cytologique, celle de Mlle MURPHY (1922) à propos de l'histolyse des muscles mandibulaires chez un *Ephemeridae* américain, *Hexagenia recurvata*.

Dans l'hémocoële de *Rh. semicolorata* et de *H. lateralis*, au début du dernier stade nymphal, je distingue — sur coupes colorées à l'hématoxyline ferrique-érythrosine après fixation au Bouin — les trois séries leucocytaires suivantes :

1° *Macronucléaires* (pl. VI, fig. 38-40), dont le noyau volumineux, renfermant toujours un gros nucléole, est bordé d'une étroite couche cytoplasmique, franchement basophile. Suivant qu'ils sont arrondis, piriformes ou en fuseau, aux extrémités plus ou moins étirées, leur plus long diamètre varie de 5 à 11 μ . Sur le fond clair du noyau sphéroïdal, se détachent le nucléole rond, situé à peu près au centre, et de petits fragments de chromatine, disposés à la périphérie. Après la coloration employée, le cytoplasme prend une teinte violette foncée avec de rares granulations. Les macronucléaires circulent librement ou s'abritent dans les lacunes du tissu adipeux. Ils présentent des figures caryocinétiques (pl. VI, fig. 41-43), mais ne contiennent pas d'inclusions phagocytaires.

2° *Micronucléaires* (pl. VI, fig. 47-53), reconnaissables à leur petit noyau, dépourvu de nucléole et enfermé dans un abondant cytoplasme, d'aspect acidophile clair. Généralement aplatis, ils ont une forme instable : tantôt discoïde, oblongue ou en fuseau, tantôt droite, recourbée ou sinueuse. Ils peuvent s'étaler à la surface des tissus et émettre des pseudopodes filiformes (pl. VI, fig. 50). Suivant leur plus long diamètre, ils mesurent 7 à 20 μ . Le noyau est assez polymorphe : ovalaire, allongé, étranglé ou en fer à cheval, comprenant une chromatine morcelée en mosaïque ; il arrive à se dédoubler dans les grands micronucléaires (pl. VI, fig. 52). Le cytoplasme, se colorant en rose pâle à l'érythrosine, est parsemé de granulations acidophiles, fines et brillantes. Je n'ai jamais observé de micronucléaires en mitose, mais j'en ai rencontré portant des enclaves phagocytées (pl. VI, fig. 53).

3° *Stérrocytes* ou cœnocytoïdes (pl. VI, fig. 54-55), qui frappent par leur cytoplasme abondant, fortement éosinophile, entourant le noyau constamment pourvu d'un nucléole. Tout en étant ramassés, épais et vésiculeux, ces éléments ne manquent pas de plasticité et produisent

parfois des lobes obtus. Leur plus long diamètre va de 7 à 13 μ . Le noyau est arrondi ou losangique, suivant la grandeur de la cellule; il possède, outre un gros nucléole subcentral, des amas importants de chromatine périphérique; quelquefois, il est double. Le cytoplasme dense, que l'érythrosine colore en rouge sombre, se résout en de nombreuses granulations, plus grossières que celles des micronucléaires. Il est à remarquer que le contour déformable et l'aspect granuleux sont des caractères aberrants pour des œnocytoïdes typiques, et qui tendent à rapprocher les stérrocytes des Éphémères des véritables granulocytes des autres Insectes, dont ceux-ci n'en demeurent pas moins distincts, du fait qu'ils n'ont pas des granulations caractérisées, ne forment pas de vrais pseudopodes et sont inaptes à la phagocytose. Je n'ai jamais trouvé en caryocinèse les stérrocytes, qui se rencontrent dans le sang circulant ou bien insinués dans les tissus adipeux et musculaire.

En somme, les leucocytes des Éphémères en question, appartiennent à trois types nettement différents entre eux, correspondant aux éléments lymphoïdes parmi les plus simples connus chez les Insectes. Les micronucléaires sont beaucoup plus nombreux que les macronucléaires, et les stérrocytes sensiblement plus rares que ces derniers. Les macronucléaires, les plus petits de tous, représentent des formes essentiellement germinatives, seules capables de multiplication mitotique. Vis-à-vis d'eux, micronucléaires et stérrocytes sont des cellules plus grandes, définitivement différenciées, qui ne se reproduisent plus. Le dédoublement de leur noyau n'est pas un stade de la division directe, car il n'est jamais suivi d'une scission cytoplasmique. Il n'y a là qu'un phénomène de polymorphisme et fragmentation nucléaires, qui est assez général au cours de l'évolution leucocytaire (KOLLMANN 1908, p. 130). Les stérrocytes semblent accomplir une fonction glandulaire, tandis que les micronucléaires sont les seuls à jouir des propriétés amibocytaires complètes et comme tels, à exercer la phagocytose.

A partir des macronucléaires — se multipliant par mitose dans le sang circulant et les interstices des nappes adipeuses — micronucléaires et stérrocytes se différencient parallèlement. Même au début du dernier stade nymphal des Éphémères considérées, la lymphogenèse est en cours, offrant des formes de passage entre macro- et micronucléaires. Ainsi, les deux cellules-filles de la figure 44 (pl. VI), tout en étant encore du type macronucléaire, possèdent déjà un cytoplasme éosinophile. Dans la figure 46 (pl. VI) le nucléole est en train de se disloquer et la bordure

cytoplasmique acidophile s'est élargie. La figure 45 (pl. VI) représente deux très jeunes leucocytes, dont celui de gauche, malgré son noyau de micronucléaire, conserve un cytoplasme assez basophile. D'autre part, l'existence permanente d'un gros nucléole chez les stérrocytes, plaide pour la filiation directe de ces éléments aux dépens des macronucléaires, sans qu'ils passent par un stade micronucléaire intermédiaire.

Mlle MURPHY (1922)¹ décrit chez *Hexagenia recurvata*, de la nymphe à l'imago, cinq variétés de leucocytes, dont ceux appelés A et B correspondent aux macronucléaires, C et D aux micronucléaires, enfin E aux stérrocytes (œncytoïdes). Elle observe après l'éclosion subimaginale, une diminution de dix fois du pourcentage des macronucléaires, la grosse majorité des éléments sanguins étant les micronucléaires et les stérrocytes. D'après son image cytologique, le sang des Éphémères s'apparente le plus à celui des Orthoptères (voir CUVÉNOT), où cependant à la place des stérrocytes, il y a des leucocytes granuleux.

§ 2. — Mode de nutrition de la larve ectoparasite

I. — SON CONTENU INTESTINAL

De quoi et comment se nourrit la larve de *Symbiocladius*, qui enfermée dans son enveloppe soyeuse sous les fourreaux alaires mésothoraciques de l'Éphémère, ne provoque pendant tout son développement aucune blessure visible à cette dernière, laquelle en apparence indemne, survit même toujours à l'éclosion du Chironomide adulte ? A cet égard, les avis des auteurs sont partagés. Pour DORIER, ce ne serait qu'un cas de commensalisme. Par contre, CLAASSEN et ZAVREL considèrent la larve de *Symbiocladius* comme parasite, se nourrissant — d'après l'auteur américain — du tissu gras de l'hôte. Ayant examiné histologiquement le contenu intestinal larvaire de ce Chironomide, j'ai fait connaître sa nutrition hémophage, aux dépens des globules du sang des nymphes-hôtes (CODREANU 1930 b).

En effet, sur coupes sériées de larves à tous les stades, on observe nettement dans la lumière intestinale, des éléments figurés identiques aux leucocytes des hôtes. Ils sont généralement rares dans l'intestin des larves au 1^{er} stade, parasites d'Éphémères mesurant moins de 4-5 mm., qui n'ont pas encore atteint ce que j'ai appelé leur taille critique pour le

1. Voir aussi in NEEDHAM, TRAVEB, HSU (1935, p. 94, fig. 9).

développement ultérieur du *Symbiocladius* (voir p. 129). Mais une fois le II^e stade larvaire franchi, la quantité de leucocytes ingérés augmente de pair avec l'évolution du Chironomide. Il s'en trouve tout le long du mésentéron, depuis la chambre stomacale jusqu'à la constriction pylorique. Chez les larves encore jeunes, le contenu intestinal est informe et touche directement la bordure en brosse de l'épithélium digestif (pl. VIII, fig. 105). Par contre, au cours du IV^e stade larvaire, les leucocytes ingérés forment une colonne souvent découpée en plusieurs paquets, limités par une très fine péritrophique, striée longitudinalement (pl. IX, fig. 108).

Dans l'intestin du parasite, les leucocytes de l'hôte plongent dans un coagulum éosinophile, qui est d'autant plus abondant, que le processus digestif est plus avancé. Parallèlement, la structure des leucocytes s'efface : leur noyau devient pycnotique, se fragmente en granules basophiles ou se réduit à un cercle vide, tandis que leur cytoplasme se résout en boules acidophiles, de plus en plus petites. Le sang des Éphémères semble être complètement absorbé par le mésentéron du Chironomide, car on ne trouve de ses déjections, ni dans l'intestin postérieur, ni à l'intérieur de l'étui de sécrétion. L'ectoparasite ingurgite du sang jusqu'aux derniers instants de sa vie larvaire, si bien que chez la nymphe venant de muer, la chambre stomacale renferme un gros amas de leucocytes, malgré la dégénérescence de l'épithélium mésodéal qui s'ensuivra rapidement.

L'hémolymphe fraîchement avalée par la larve de *Symbiocladius* possède une composition cytologique, qui diffère en plusieurs points de celle du sang des Éphémères normales, à savoir : 1^o notable prédominance quantitative des macronucléaires, dont pas mal sont en mitose ; 2^o présence dans l'intestin des jeunes parasites, d'éléments semblables à de jeunes cellules adipeuses ségréguées de l'hôte ; 3^o richesse du contenu intestinal des larves au IV^e stade, indiquant une densité tout à fait extraordinaire des leucocytes dans les voies circulatoires des hôtes. On verra (p. 211) qu'effectivement la composition cellulaire du sang des Éphémères parasitées se trouve modifiée par suite du processus réactionnel néoplasique qui se déroule dans leur hémocoel, parallèlement au développement du Chironomide. Le régime hémophage de la larve de *Symbiocladius* fait que son contenu intestinal à un stade donné, reproduise bien l'image cytologique du sang de l'hôte au même moment.

Il arrive que des Éphémères pourvues extérieurement d'un *Symbiocladius*, soient en même temps atteintes d'une infection à Microsporidies, ou bien à *Endoblastidium*, voisin des Chytridinées, ou bien encore à

Infusoires du genre *Ophryoglena*¹, dans leur cavité générale. Je vais me borner ici au cas d'une Microsporidie, *Trichoduboscqia epeori* (LÉGER 1926) décrite en France, et que j'ai retrouvée en Roumanie dans les nymphes de *Rh. semicolorata*, dont elle envahit l'hémocoel de ses sporontes mûriformes de 9-10 μ de diamètre, renfermant 16 spores en pépin de raisin et munis chacun de quatre longs prolongements aciculaires (invisibles sur coupes). Quand une telle *Rhithrogena* porte, en outre, une larve de Chironomide, cette dernière ingère toujours des sporontes de *Trichoduboscqia*, qui sont parfaitement reconnaissables parmi de nombreuses spores libres, dans la lumière intestinale de l'ectoparasite (pl. IX, fig. 109). Tout en subissant l'action des sucs digestifs de *Symbiocladius*, la Microsporidie, ne se comporte pas comme un parasite envers celui-ci : ses spores n'expulsent pas leur filament polaire et ses germes ne traversent pas l'épithélium intestinal pour contaminer l'hémocoel. Elle demeure donc strictement inféodée à l'Éphémère, servant simplement d'aliment au Chironomide, qui dans ces conditions se développe complètement et ne s'en ressent que par sa taille généralement réduite. L'intérêt des Éphémères à deux parasites, exemple *Symbiocladius* et une Microsporidie, est de montrer à quel point la nutrition du Chironomide ectoparasite est redevable au contenu de l'hémocoel de ses hôtes.

Si le régime hémophage de la larve de *Symbiocladius* est un fait acquis, en revanche il est très difficile de préciser le fonctionnement des différentes parties de son appareil digestif, en vue de l'ingestion du sang de la nymphe-hôte. L'ectoparasite « à l'œuvre » étant caché par les fourreaux alaires de l'Éphémère et par sa propre enveloppe soyeuse, ceci gêne l'emploi d'un fort objectif, lequel est pourtant indispensable à l'observation du jeu des pièces buccales, excessivement petites. De plus, il cesse de se nourrir et déplace sa tête, à la moindre pression. Mis à nu, il s'agite violemment, ne tardant pas à se détacher de son hôte.

C'est avec ses mandibules, qui se meuvent dans le plan sagittal de la tête, et avec son labium, pièce médio-ventrale immobile, les deux fortement chitinisés et pointus, que la larve de *Symbiocladius* perce le tégument de l'Éphémère. L'œsophage ouvre et referme sa lumière suivant de puissantes ondes péristaltiques, pour faire passer le bol alimentaire. Chez des larves au IV^e stade en position arquée, en train de se nourrir, j'ai plusieurs fois noté un mouvement rythmique soutenu de leur intestin

1. Concernant le cycle évolutif de ces deux derniers Protistes, voir CODREANU 1930 a et 1931.

dans le sens longitudinal, visible à travers la paroi abdominale. Ce mouvement sert-il à aider la valvule œsophagienne, particulièrement développée ici, dans sa fonction aspirante? Il est probable que la pression interne de l'hôte, favorise l'absorption du sang, en faisant sortir celui-ci par les lésions microscopiques du tégument. Cependant, quand on enlève une larve occupée à se nourrir, il ne se produit aucune hémorragie perceptible à l'endroit où se trouvait sa tête. Enfin, à l'exemple des parasites hématophages des Vertébrés, *Symbiocladius* dispose-t-il d'une sécrétion anticoagulante envers le sang de ses hôtes?

II. — LA ZONE NOURRICIÈRE

En étudiant la localisation de *Symbiocladius* sur le corps de l'Éphémère (p. 87), on a vu que la larve ectoparasite change souvent la position de sa tête au contact du repli sous-alaire mésothoracique, au niveau duquel le revêtement chitineux est très mince et l'enveloppe de sécrétion fait défaut. Il convient d'appeler zone nourricière de l'ectoparasite, ce repli sous-alaire mésothoracique, car sa paroi porte de nombreuses plaies microscopiques par où la larve de *Symbiocladius* puise le sang de son hôte. Avant d'étudier les modifications de la zone nourricière parallèlement au développement du Chironomide (p. 207), voyons quelle est sa topographie interne chez les Éphémères normales.

Soit la région thoracique dorsale *in toto*, d'une nymphe indemne (fig. XII). Le repli sous-alaire mésothoracique abrite un espace hémocoelien, qui longe par-dessous l'insertion des ébauches de la première paire d'ailes. Ce sinus sanguin formant un arc à ouverture antérieure, est symétriquement partagé par le vaisseau dorsal, qui le traverse dans sa partie postéro-centrale. A cet endroit, le tube cardiaque émet un premier diverticule dorsal, dénommé l'ampoule pulsatrice mésothoracique, qui régit la circulation dans les fourreaux alaires supérieurs¹.

Suivons sur des coupes transversales sériées, les rapports topographiques du sinus sous-alaire mésothoracique, à partir de sa région postéro-centrale. Celle-ci correspond extérieurement à la portion intermédiaire, qui relie sur la ligne médio-dorsale les fourreaux alaires droit et gauche de la première paire. Elle comprend [(pl. X, fig. 113) un espace aplati, au milieu duquel passe le cœur, pourvu d'un manchon ventral de

1. Il existe près du bord postérieur du métanotum une seconde ampoule pulsatrice, commune à toutes les Éphémères qui possèdent une deuxième paire d'ailes (voir MEYER 1931, p. 42).

cellules péricardiales et flanqué de deux étroits cordons adipeux dorsaux. Vers l'intérieur, ce sinus est fermé par les muscles longitudinaux mésothoraciques, destinés au vol chez l'imago, et qui forment deux volumineux paquets, dont la réaction tinctoriale basophile les distingue facilement de ceux qui, fonctionnels à l'état nymphal, sont franchement acidophiles¹. Les parois externes du sinus sont : du côté dorsal le tégument même du mésonotum et latéralement, celui plus mince, du repli sous-alaire.

Sur une coupe antérieure à la précédente (pl. X, fig. 112), le sinus en question se trouve placé des deux côtés latéro-dorsaux du mésothorax, par suite de l'interposition de deux nouvelles couches musculaires basophiles, superposées aux premières, orientées contrairement à celles-ci, dorso-latéralement, et s'insérant au tégument dorsal très près du cœur. La paroi latérale externe du sinus se confond avec le repli sous-alaire, que l'on a vu s'élargir en direction antérieure et puis s'effacer au-dessus du sillon de séparation des coxas de la 2^e et 3^e paires. A partir de ce niveau, les deux branches du sinus se prolongent par deux autres sinus, qui parcourent les bords latéro-dorsaux du mésothorax entier.

MEYER (1931) a dernièrement étudié la circulation sanguine chez plusieurs nymphes d'Éphémères, dont celle d'*Heptagenia sulphurea*, espèce apparentée aux hôtes de *Symbiocladius*. Le vaisseau dorsal chasse le sang à partir du 9^e segment abdominal vers la tête; la circulation de retour comprend plusieurs courants déterminés, qui font un chemin inverse à travers les lacunes de l'hémocoel. Les fourreaux alaires ont une petite circulation à eux, dans ce sens que le sang arrive le long de leur bord externe, et en contourne le bord interne jusqu'au tube cardiaque, pour se répandre ensuite en direction antérieure dans le mésothorax (MEYER, fig. 14). De plus, la circulation dans les fourreaux alaires dépend d'un organe propre, l'ampoule mésothoracique, dont les pulsations dirigent le courant de sortie d'abord dans l'espace hémocoelien où elle-même est logée. Or, l'espace en question fait partie du sinus du repli sous-alaire, qui n'est pas aveugle comme le suppose MEYER (fig. 36, *bl* A), mais assez long et communique finalement avec les sinus mésothoraciques latéro-dorsaux. Ainsi, le sinus mésothoracique sous-alaire semble pouvoir collecter au moins une partie du sang efférent des fourreaux alaires.

1. DÜRKEN (1907, p. 461) appelle respectivement atypiques et typiques, ces deux sortes de muscles des nymphes d'Éphémères.

En examinant chez la nymphe entière, les rapports du méso- et du métathorax, on observe qu'ils s'articulent très obliquement, de manière que la région mésothoracique dorsale portant les fourreaux alaires, vienne chevaucher le métanotum. Le repli mésothoracique sous-alaire est justement la zone membraneuse qui suit exactement la limite de ces deux segments thoraciques. Puisque c'est lui qui, chez les Éphémères parasitées, forme la zone nourricière du *Symbiocladius*, celle-ci apparaît en définitive comme la région articulaire entre le méso- et le métanotum de la nymphe-hôte. Si la zone nourricière, qui correspond intérieurement à un sinus sanguin, possède la topographie complexe que nous venons de voir, c'est évidemment à cause de la présence des fourreaux alaires mésothoraciques très développés et des besoins de leur circulation sanguine.

D'ailleurs, en dehors de sa localisation ordinaire, le Chironomide ectoparasite ne peut subsister qu'au niveau d'une autre région intersegmentaire, l'articulation cervicale, reliant la tête au pronotum (fig. 28, pl. IV) mais qui semble beaucoup moins favorable¹, vu l'extrême rareté des cas rencontrés (p. 92).

§ 3. — Phénomènes inflammatoires chez les Éphémères parasitées

I. — PLAIES PAR MORSURES DE L'ECTOPARASITE

Pour aspirer le sang de la nymphe-hôte, la larve de *Symbiocladius* blesse avec ses pièces buccales la paroi du sinus mésothoracique sous-alaire, en y produisant de chaque côté, des plaies microscopiques, généralement assez loin du vaisseau dorsal (pl. XI, fig. 120). Le tableau XXIII montre la fréquence des blessures, récentes ou en voie de cicatrisation, repérées sur coupes histologiques de la zone nourricière de 28 *Heptagenia*, dans l'ordre des stades larvaires successifs de leur *Symbiocladius*. Le nombre des plaies par morsure est la plupart du temps égal d'une moitié à l'autre du repli sous-alaire, ce qui indique que l'ectoparasite puise le sang de l'Éphémère alternativement à droite et à gauche de la zone nourricière. Ces blessures sont notablement plus nombreuses après l'entrée de l'hôte dans son dernier stade nymphal qu'auparavant, tra- duisant une suractivité nutritive, qui coïncide d'ailleurs avec la croissance considérable du Chironomide pendant son IV^e stade larvaire.

1. Pour d'autres causes (par exemple, manque d'abri), car d'après MEYER la circulation y est assez active : le sang provenant du vaisseau dorsal se rassemble dans un sinus périintestinal, justement à la hauteur de l'articulation cervicale.

TABLEAU XXIII. — Fréquence des plaies dues aux morsures de *Symbiocladius* dans la zone nourricière des nymphes d'*Heptagenia*, pendant le développement larvaire de l'ectoparasite. Abréviations : d. m. e. = dernière mue effective; t. a. 1, ...6 = tergite abdominal 1, ...6.

N ^{os}	<i>Symbiocl.</i> STADE LARVAIRE	<i>Heptagenia</i> TAILLE EN mm.	NOMBRE MORSURES			N ^{os}	<i>Symbiocl.</i> STADE LARVAIRE	<i>Heptagenia</i> TAILLE EN mm.	NOMBRE MORSURES		
			CÔTÉ DROIT	CÔTÉ GAU- CHE	TOTAL				CÔTÉ DROIT	CÔTÉ GAU- CHE	TOTAL
1	I	2,5-3	1	1	2	18	III	5	3	0	3
2	»	»	2	1	3	19	»	6,5	3	1	4
3	»	»	2	2	4	20	»	»	2	3	5
4	»	»	5	3	8	21	IV	6	2	4	6
5	»	»	4	5	9			d. m. e.			
6	»	»	5	4	9	22	»	9	3	2	5
7	»	3-4	2	1	3			d. m. e.			
8	»	»	2	3	5	23	IV	8	8	9	17
9	»	»	2	4	6						
10	»	4	3	0	3	24	IV	7	7	6	13
11	»	»	3	2	5						
12	»	5,2	2	2	4	25	IV	7,5	11	8	19
13	»	5,5	1	2	3						
14	»	6,5	3	3	6	26	IV	6,5	11	14	25
15	»	»	4	4	8						
16	II	5,5	2	0	2	27	IV	7	10	11	21
17	»	6	2	3	5	28	IV	6,5	7	10	17
							sur t.a.6				

Considérons la structure d'une plaie due à la larve ectoparasite (pl. VI, fig. 56). La morsure provoque la destruction d'une portion très limitée du repli sous-alaire, qui présente une solution de continuité de la fine cuticule chitineuse externe, ainsi que de la couche hypodermique sous-jacente. Une accumulation de micronucléaires, comble cette brèche. A même la cuticule chitineuse, il s'est formé une escarre noirâtre, dont la couleur ne provient pas seulement de l'hématoxyline employée, mais aussi de l'oxydation d'un chromogène mélanique du sang (voir HOLLANDE 1920 a). Vers l'intérieur, on rencontre d'abord des leucocytes nécrotiques, fortement colorés par l'érythrosine. Font suite des micronucléaires polyédriques, tassés les uns contre les autres et constituant une agglomération plus ou moins importante derrière l'hypoderme. Dans le sinus, autour du bouchon leucocytaire, affluent des micronucléaires libres, auxquels peuvent être mêlés des macronucléaires et de rares stérrocytes (cenocytoïdes), mais ces deux dernières sortes de leucocytes n'ont jamais un rôle actif dans l'obturation des plaies. Enfin, certains micronucléaires portent des inclusions basophiles de nature phagocytaire.

Les blessures abandonnées par l'ectoparasite, tendent à se cicatriser et leur fermeture est favorisée par les mues de l'hôte. En effet, après une

mue, la cuticule chitineuse peut se reconstituer à l'endroit lésé, avant la régénération complète de l'hypoderme sous-jacent; ceci a probablement lieu grâce à la sécrétion des cellules hypodermiques indemnes bordant la plaie. Parfois, il s'y forme un épaissement chitineux stratifié, terminé en pointe vers l'extérieur, et que l'érythrosine colore en un rose jaunâtre, différent du rose franc du reste de la cuticule. Entre deux mues, l'assise hypodermique basophile régénère en anse à travers l'amas de micronucléaires, dont une partie est ainsi éliminée contre la chitine, où elle ne tarde pas à devenir une masse escarrifiée. Après la restitution du tégument, l'emplacement des plaies cicatrisées est longtemps marqué par des micronucléaires qui restent agglomérés sous l'hypoderme.

Chez une Éphémère parasitée, on trouve habituellement une ou deux plaies fraîchement percées et plusieurs autres à différents stades de cicatrisation. Leur évolution structurale est la même pendant toute la vie nymphale de l'hôte, mais tout en restant microscopiques, elles sont d'autant plus larges que la larve de *Symbiocladius* était plus avancée, quand elle les a produites. D'autre part, il y a identité de structure et d'évolution entre ces plaies par morsure et les blessures d'origine traumatique banale, qui se produisent souvent sur diverses parties du corps des Éphémères torrenticoles.

En somme, l'évolution structurale des plaies dues aux morsures de l'ectoparasite, offre les caractères classiques d'un processus inflammatoire, tels qu'ils sont définis par l'Anatomie {pathologique {(voir {ROUSSY, etc., 1933, I, p. 186), à savoir : 1^o lésion initiale, correspondant à la destruction limitée de l'hypoderme et de sa cuticule chitineuse; 2^o réaction inflammatoire proprement dite, qui se manifeste par l'afflux des micronucléaires à l'endroit lésé; 3^o rétablissement de l'équilibre tissulaire se traduisant par la régénération de l'hypoderme, aidée par la mue. Cependant, à la différence de l'évolution d'une plaie chez les Vertébrés, l'inflammation au niveau de la paroi du corps comporte chez les Éphémères, une image histologique excessivement simple, où les éléments réactionnels actifs sont les seuls micronucléaires. Ceci est en accord avec les vues de METCHNIKOFF (1892, p. 92) qui, sans préciser les types leucocytaires en jeu, considère dans l'ensemble des Arthropodes, l'accumulation de leucocytes, suivie ou non de phagocytose à l'endroit blessé, comme l'expression d'un mode inflammatoire en rapport avec le degré d'organisation des représentants de cet embranchement zoologique.

II. — NODULES LEUCOCYTAIRES; LEUR SIGNIFICATION GÉNÉRALE

Outre les plaies pariétales qui viennent d'être examinées, les morsures de l'ectoparasite provoquent parfois à l'intérieur du repli mésothoracique sous-alaire, une infiltration considérable de micronucléaires, qui finissent par s'agréger et donner des nodules plus ou moins volumineux. Sur coupe (pl. VI, fig. 58), ceux-ci forment des plages acidophiles, colorées en rose par l'érythrosine, et où l'on reconnaît de nombreux micronucléaires avec leurs noyaux et des inclusions phagocytées. Rarement, des stérrocytes (œncytoïdes) y sont emprisonnés. A la périphérie, ces nodules sont délimités par des micronucléaires étirés, disposés en plusieurs couches concentriques, qui peuvent se prolonger aussi à l'intérieur des nodules, lesquels apparaissent alors composés de la réunion de plusieurs nodules plus petits.

Non seulement ces productions n'ont pas la fréquence régulière des plaies par morsure, mais elles peuvent se rencontrer à des points plus ou moins éloignés de la zone nourricière de *Symbiocladius*, où elles ne relèvent pas de l'action directe de celui-ci. Dans ce cas, la formation des nodules est occasionnée par un état local de dégénérescence tissulaire, que l'on observe souvent dans les masses basophiles des futurs muscles alaires.

Enfin, tout en se trouvant dans l'hémocoèle des Ephémères parasitées, les nodules leucocytaires peuvent avoir une origine absolument indépendante de la présence du Chironomide, par exemple l'introduction d'un corps étranger dans la cavité générale. Voici la structure d'un tel nodule, localisé entre l'hypoderme et une nappe adipeuse de la face ventrale du métathorax (pl. VI, fig. 57). Autour d'un centre comprenant d'informes débris, colorés déjà *in vivo* en brun noirâtre, on observe plusieurs assises circulaires résultant de l'association de nombreux micronucléaires, qui s'aplatissent et s'étendent à mesure que leur position est plus centrale. Leurs noyaux, avec une chromatine granulaire et sans nucléole, suivent l'étirement des corps cytoplasmiques qui ont acquis un aspect filamenteux. Cependant, il existe encore des micronucléaires isolés à la périphérie du nodule, où ils représentent des éléments récemment arrivés.

Le nodule leucocytaire figuré entoure un corps dont je ne saurais préciser la nature, car il est converti en un amas pigmentaire brunâtre, témoignant d'une étape avancée de sa digestion phagocytaire. Mais j'ai vu, au cours des infections internes à *Ophryoglena* ou à *Endoblastidium*

(voir CODREANU 1930 *a*, 1931), des nodules avec une structure pareille, développés chez les nymphes-hôtes, respectivement autour de certains Infusoires ou sporanges dégénérés. En définitive, dans l'hémocoel des Éphémères, les nodules leucocytaires représentent une modalité inflammatoire, où n'interviennent toujours que les micronucléaires, qui forment par agglutination des enveloppes d'aspect syncytial, tendant généralement à isoler et à digérer des corps étrangers ou devenus étrangers à l'organisme, quand la taille ou la quantité de ceux-ci, excède le pouvoir phagocytaire des micronucléaires séparés.

Sous des appellations diverses, qui expriment plus ou moins bien leur structure, les nodules leucocytaires sont depuis longtemps connus dans la cavité générale des Insectes et d'autres Invertébrés. METCHNIKOFF (1892, p. 93) en parle à l'occasion des phénomènes inflammatoires observés chez les Arthropodes. La production expérimentale en a été réalisée et étudiée principalement chez les Orthoptères (CUÉNOT 1896), chez les chenilles de *Galleria mellonella* et d'autres Lépidoptères (MÉTALNIKOV 1908-27, IWASAKI 1927, REDAELLI 1929, HOLLANDE 1930, CAMERON 1934, PAILLOT 1935 *a*), chez la larve d'un Coléoptère, *Oryctes nasicornis* (Mme LAZARENKO 1925) et enfin chez *Musca domestica* (STERN 1931). L'apparition des nodules leucocytaires est consécutive à l'injection dans l'hémocoel des Insectes en expérience, des produits très variés : fines suspensions inertes (encre de Chine, carmin, amidon, hématies); celloïdine sous la forme de particules irrégulières ou de tubes minuscules; émulsions de bactéries vivantes de différentes espèces, dont le bacille tuberculeux, etc. D'autres auteurs se sont occupés des nodules leucocytaires en tant que manifestation réactionnelle des Insectes envers leurs parasites, et ces données sont discutées plus loin (p. 222).

Les nodules leucocytaires proviennent, chez les Orthoptères, de la transformation d'éléments correspondant aux micronucléaires. On admet généralement qu'ils résultent chez les Lépidoptères, de la participation de leucocytes du type micro- et macronucléaire à la fois. Néanmoins, d'après IWASAKI, ils seraient constitués par une forme de passage entre les deux types mentionnés. D'autre part, chez les chenilles inoculées de bacilles tuberculeux, HOLLANDE affirme que les nodules leucocytaires sont dus au fait que les micronucléaires entrent les premiers en phagocytose et deviennent ensuite la proie des macronucléaires, lesquels se comportent à l'égard des premiers tout comme les macrophages des

Mammifères¹. Quant au sang des Coléoptères, les nodules y naissent aux dépens des phagocytes fusiformes, à cytoplasme basophile. Il est à retenir, que les leucocytes ne se multiplient jamais par mitose au niveau de formation des nodules (Mme LAZARENKO, IWASAKI).

Concernant le résultat structural de ce processus inflammatoire, deux interprétations opposées divisent les auteurs. Pour MÉTALNIKOV, Mme LAZARENKO, IWASAKI, REDAELLI, les nodules s'élaborent par fusionnement syncytial des leucocytes, qui donnent au centre, des cellules géantes plurinucléées et à la périphérie des capsules de véritable tissu conjonctif, dont les fibrilles dérivent des membranes cellulaires. Selon MÉTALNIKOV, les nodules leucocytaires formés chez les chenilles de *Galleria* injectées de bacilles de Koch, seraient même absolument comparables aux tuberculomes, qui représentent chez les Mammifères une réaction spécifique à l'infection tuberculeuse. Par contre, HOLLANDE, PAILLOT nient l'agencement syncytial et la différenciation de fibrilles conjonctives, considérant les nodules leucocytaires comme un processus général de défense, que l'Insecte met en œuvre contre toutes sortes d'agents.

Je ferai remarquer tout d'abord que chez les Éphémères, les nodules leucocytaires sont formés de micronucléaires, éléments déjà complètement différenciés, qui ne sauraient donc conserver plus aucune potentialité évolutive, fibroblastique ou autre. Ensuite, il est difficile d'admettre la genèse inflammatoire d'un tissu conjonctif à substance fondamentale fibrillaire chez des animaux comme les Insectes, qui en sont dépourvus à l'état normal. Mme LAZARENKO, qui a particulièrement recherché les formations conjonctives chez les Insectes, reconnaît que même là où celles-ci sont très développées (exemple le cœur et son appareil de soutien), elles rappellent, non pas les fibrilles collagènes, mais plutôt les structures élastiques des Vertébrés, et ne renferment jamais des cellules autochtones (1925, p. 496). Il s'ensuit qu'en fait de tissu conjonctif, ce qui prédomine dans la cavité générale des Insectes, ce sont des variétés de tissu adipeux, possédant des fonctions complexes de mise en réserve de graisses et d'albuminoïdes, ainsi que d'excrétion par accumulation d'urates, etc. Et les éléments adipeux, tout en pouvant se ségréger, n'interviennent jamais activement dans les phénomènes

1. L'opinion de HOLLANDE ne se confirme pas chez les Éphémères, où ce sont juste, au contraire, les micronucléaires qui jouent le rôle d'éléments cytophages et, comme tels, peuvent phagocyter les macronucléaires néoplasiques (voir pl. VIII, fig. 99-102).

inflammatoires, où jouent exclusivement les leucocytes du sang circulant (IWASAKI 1927, p. 334). Comme, d'autre part, ces derniers ne dérivent pas de cellules fixes, on ne peut point partager l'opinion de REDAELLI et de STERN, qui regardent la formation des nodules leucocytaires comme l'équivalent du système réticulo-endothélial¹, connu chez les Vertébrés (voir BOUIN 1929, p. 274).

Pour interpréter la structure des nodules leucocytaires des Insectes, il me semble que l'on doit tenir compte des notions acquises sur les modifications allotropiques des amibocytes d'Invertébrés. On a vu en effet, qu'à la constitution des nodules dans différents ordres d'Insectes, participent uniquement des leucocytes doués de propriétés amibocytaires complètes, y compris la phagocytose. Or, d'après FAURÉ-FRÉMIET (1927, p. 155) une caractéristique des amibocytes à l'état actif, est leur adhésivité réciproque, conduisant à la formation de plasmodes, qui évoluent en un tissu pseudo-conjonctif. Et LISON (1930) découvre l'apparition d'un système fibrillaire (le linome d'A. DEHORNE) dans les agrégats leucocytaires, dont les éléments ne possèdent rigoureusement pas de fibrilles à l'état quiescent, isolé. Ceci l'amène à définir un troisième état allotropique des amibocytes, l'état associé, qu'il a pu déterminer chez les Echinodermes et les Oligochètes, par suite d'injections de corps pulvérulents dans le coelome, méthode également employée à la production des nodules leucocytaires chez les Insectes. Puisque de toute évidence, les nodules leucocytaires sont l'expression de l'état associé des amibocytes d'Insectes, il est naturel d'en interpréter la structure à l'aide des propriétés générales de cet état allotropique : agglutination plasmodiale et différenciation de fibrilles, avant d'en rechercher les rapprochements avec le tissu conjonctif à collagène des Mammifères.

La signification physiologique pour l'organisme, de l'état associé des amibocytes, ne me paraît pas obscure, ainsi que déclare LISON, car c'est incontestablement là un fait relevant de l'inflammation, domaine que les recherches de METCHNIKOFF (1892) ont étendu à l'échelle zoologique

1. Mlle LESPÉRON (1937, p. 120) chez les chenilles de Lépidoptères, tend à identifier les œnocytes et les cellules péricardiales au système réticulo-endothélial des Vertébrés, sur la base des fonctions « athrocytaires » du complexe cellulaire en question. L'analogie ne m'apparaît que très lointaine, pour les raisons suivantes : œnocytes et cellules péricardiales ne se mobilisent jamais pour se transformer en éléments amiboïdes phagocytaires; ils ne peuvent capter que des particules très petites, alors que la caractéristique des histiocytes est justement leur pouvoir macrophagique; ils n'ont pas une communauté d'origine, les œnocytes étant ectodermiques. Chez les Insectes, ce sont les organes dits phagocytaires, distincts des cellules péricardiales, qui pourraient mieux soutenir, peut-être, la comparaison avec le système réticulo-endothélial.

entière. Et si l'on veut établir une homologie entre les nodules leucocytaires des Insectes et les productions inflammatoires des Vertébrés, c'est aux granulomes (voir ROUSSY, etc., 1933, I, p. 223) en général qu'il faut s'adresser, réserve faite de la non-participation du conjonctif dans l'inflammation, chez les premiers. La comparaison est renforcée du fait que les granulomes sont principalement formés de histiocytes macrophages mobilisés, qui sont les seules cellules sanguines, pourvues de propriétés amibocytaires complètes chez les Vertébrés (cf. FAURÉ-FRÉMIET 1927, p. 152). En somme, les Insectes présentent dans l'inflammation des modes réactionnels très simples, où les seuls leucocytes cumulent les rôles qui, chez les Vertébrés, sont répartis entre les polynucléaires du sang, les histiocytes et les fibroblastes du conjonctif.

III. — CONCLUSIONS

L'examen histologique des Éphémères porteuses de *Symbiocladius*, révèle des phénomènes inflammatoires sous deux principaux aspects : 1^o plaies par morsures de la paroi du sinus nourricier sous-alaires et 2^o nodules leucocytaires dans l'hémocoel. Les blessures pariétales étant en rapport avec la nutrition de l'ectoparasite, ont une fréquence régulière, alors que les nodules leucocytaires, généralement liés à une dégénérescence tissulaire, sont sporadiques. Dans l'organisme-hôte, ces deux processus inflammatoires sont étroitement localisés et nullement spécifiques, quant à leur déterminisme; ils peuvent être provoqués en dehors de l'action du Chironomide, étant identifiés depuis METCHNIKOFF (1892) dans l'ensemble des Arthropodes. Ils offrent un caractère nettement réactionnel, constituant un acte de défense, soit contre une lésion de la paroi externe, soit contre la présence de corps étrangers ou devenus étrangers dans la cavité générale.¹

Chez les Éphémères parasitées, les cellules qui réagissent dans l'inflammation, appartiennent à un seul type leucocytaire, aux micronucléaires. Ce sont des éléments ayant acquis une différenciation définitive, incapables de divisions caryocinétiques, mais témoignant en revanche, de propriétés amibocytaires complètes; doués d'un grand pouvoir phagocytaire, ils peuvent fonctionner comme micro- et macrophages à la fois. A l'état associé, ils élaborent les nodules leucocytaires, qui représentent les productions inflammatoires morphologiquement les plus évoluées chez les Insectes. Ces complexes structurés, pour aussi

remarquables qu'ils soient, ne sauraient être considérés comme un tissu néoformé, mais simplement comme le résultat d'un état allotropique général aux amibocytes des Invertébrés.

CHAPITRE VII

RÉACTION NÉOPLASIQUE MALIGNE DE L'HÔTE

Outre les phénomènes inflammatoires qui viennent d'être analysés, je distingue dans l'hémocoel¹ des Éphémères-hôtes de *Symbiocladius*, un processus réactionnel proliférant, dont la complexité, l'étendue et l'intensité m'ont amené à l'interpréter comme une néoplasie maligne, liée d'une part à l'évolution larvaire de l'ectoparasite et d'autre part, au développement nymphal des hôtes eux-mêmes (CODREANU 1935).

Le matériel histologique examiné comprend les nymphes parasitées de 62 *Heptagenia*, 23 *Rhithrogena* et 3 *Ecdyonurus*, fixées peu après leur récolte et choisies de manière à présenter les stades successifs de l'ectoparasite pour différentes tailles des hôtes. Comme témoins, j'ai utilisé 13 *Heptagenia* et 7 *Rhithrogena* normales, d'âges échelonnés. Chaque sujet possède une fiche avec le plus d'indications possibles, prises sur le vivant, tant relativement à l'Éphémère qu'à son Chironomide, à savoir : provenance exacte, sexe, taille, proportions des fourreaux alaires, mue (s'il venait d'en arriver), état interne vu par la transparence du tégument ventral, présence éventuelle de Protistes endoparasites; stade, position et aspect du *Symbiocladius*, etc.

Quant à la technique, j'ai opté après divers essais, pour la fixation par le mélange de Duboscq-Brasil (Bouin 'alcoolique)' pendant 18-24 heures, des nymphes-hôtes dont je réséquai le dernier segment abdominal, la moitié antérieure de la tête et j'enlevai les pattes au niveau d'autotomie trochantéro-fémoral, en vue de faciliter la pénétration du fixateur. Il y a avantage à ne pas détacher l'ectoparasite jusqu'à son III^e stade larvaire inclusivement, ce qui permet d'obtenir ultérieurement sur coupes les deux organismes ensemble. Bien que moins dur que celui de *Rhithrogena*, le tégument d'*Heptagenia* ne se coupe pas toujours facilement. J'obviais à cet inconvénient dans les deux espèces, tant que les hôtes pouvaient muer, en attendant leur mue pour les fixer immédiatement après, quand leur tégument était encore clair et mou. D'autre part, en laissant séjourner les Éphémères en aquarium 2-3 jours avant la fixation, elles vident leur intestin des grains de sable et des carapaces de Diatomées, qui autrement auraient provoqué le déchirement des coupes. Enfin, la principale condition assurant l'intégrité du ruban, c'est la déshydratation par l'alcool butylique normal¹, procédé qui évite l'emploi des alcools à 95° et absolu, ainsi que du benzol ou du toluène, tous extrêmement durcissants. Inclusion à la paraffine de 58° C. et coupes

1. J'emploie l'alcool butylique depuis 1930, sur le conseil du Professeur M. AVEL, alors chef de travaux au Laboratoire d'Évolution. Je mentionne la note de DOUBROW et ROUSSET (1929) préconisant la même technique.

sériées généralement de 5 μ d'épaisseur, ayant de préférence une orientation transversale ou sagittale. Coloration à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, différenciée par l'alcool picriqué selon P. Masson et suivie d'érythrosine, méthode fournissant des images histologiques précises, variées et durables.

§ 1. — Phase locale

I. — ÉLÉMENTS CONSTITUTIFS

A la base du processus néoplasique, se trouvent des éléments morphologiquement semblables aux macronucléaires, lesquels sont comme nous l'avons vu, les seuls leucocytes fertiles du sang normal des Éphémères, où ils ne participent jamais activement aux réactions inflammatoires. A l'état libre et quiescent, les macronucléaires néoplasiques possèdent les caractères généraux de leurs homologues normaux : volumineux noyau, pourvu d'un gros nucléole et entouré par un cytoplasme basophile. Mais contrairement à ces derniers, ils tendent dès le début du processus néoplasique à s'agencer en syncytium, et de ce fait, ils peuvent présenter encore à l'état libre, un cytoplasme très abondant, distinctement granuleux et surtout remarquablement polymorphe, avec des prolongements accusés (pl. VII, fig. 62-69). En cela, ils ressemblent aux éléments indifférenciés de certains lobes adipeux des Éphémères normales (pl. VII, fig. 59). Parallèlement, les noyaux et leur nucléole, peuvent être agrandis. D'autre part, on observe des anomalies nucléaires, telles la présence de deux nucléoles dans un même noyau ou l'existence de macronucléaires binucléés (pl. VII, fig. 92-94.). On a vu (p. 188) que dans le sang normal, le dédoublement du noyau marque un polymorphisme nucléaire, propre seulement aux leucocytes différenciés de grande taille : micronucléaires et stérocytes (œncytoïdes). Enfin les éléments néoplasiques ne renferment que tout à fait exceptionnellement des inclusions phagocytaires (fig. 97, 98, pl. VIII); mais quand eux-mêmes dégèrent, ils sont phagocytés par les micronucléaires, qui manifestent ainsi leur pouvoir macrophagique (fig. 99-101, pl. VIII).

Les macronucléaires néoplasiques offrent des figures cinétiques extrêmement fréquentes, qui nous permettent de suivre les stades successifs de leur multiplication. De nombreuses cellules en caryocinèse se rencontrent à l'état libre en bordure du syncytium néoplasique; celles qui y sont déjà fixées, s'arrondissent pendant la mitose sans toutefois perdre leurs connexions. Au cours de la prophase (pl. VII, fig. 70-73), le nucléole fond peu à peu, cependant que la chromatine augmente en

quantité et se dispose à la périphérie du noyau, sous la forme d'un spirème enchevêtré; à mesure que celui-ci se découpe en anses chromosomiques, la membrane nucléaire se résout. Si bien, qu'à la métaphase (fig. 74-76, pl. VII), les chromosomes en nombre modéré, grêles et recourbés, se trouvent arrangés en une plaque équatoriale, qui n'est pas délimitée vis-à-vis de la bordure cytoplasmique; la cellule entière est devenue plus grande et régulièrement arrondie. Les vues méridiennes montrent le fuseau achromatique, auquel manquent les centrosomes; quant aux chromosomes, ils quittent le plan équatorial pendant que s'opère leur clivage. L'anaphase (fig. 77-80, pl. VII) comprend la séparation des chromosomes-fils en deux groupements égaux, qui divergent vers les pôles de l'élément, lequel affecte une forme ellipsoïdale de plus en plus allongée. Durant la télophase (fig. 81-85, pl. VII), la scission cytoplasmique s'accomplit par étranglement progressif du corps cellulaire à l'équateur du fuseau, dont les fibrilles se resserrent en un faisceau étroit et acidophile; des lobulations apparaissent sur le bord des éléments en train de se scinder. Dans chaque cellule-fille, les chromosomes se condensent en une masse, qui ne tarde pas à se creuser de mailles et à s'entourer d'une paroi, limitée d'abord au côté distal. La reconstitution des noyaux-fils se poursuivant, ceux-ci se referment sur tout leur pourtour, se gonflent et deviennent vésiculeux, avec la chromatine dispersée en menus fragments; leur nucléole se forme tout contre la région distale de la membrane nucléaire, d'où il regagne peu à peu le centre. Le reste fusorial se résorbe très lentement, continuant à relier les deux cellules-filles, même après la séparation nette de leur corps cytoplasmique, susceptible de déformations amiboïdes.

La division cinétique des macronucléaires néoplasiques, comporte différentes anomalies. Ainsi, il y a des éléments en prophase, qui outre une taille supérieure à la normale, présentent un spirème sensiblement épaissi (fig. 86-87, pl. VII). D'autres sont, de par leurs dimensions, de véritables éléments géants (fig. 88-91, pl. VII). Chez eux, on rencontre des mitoses tri- et tétrapolaires, offrant tantôt des chromosomes très massifs, tantôt irrégulièrement morcelés.

Les auteurs n'ont pas fait une étude cytologique complète de la division mitotique des leucocytes d'Insectes, dont ils n'ont figuré que des stades épars. Les figures de CUÉNOT (1896, pl. XII, fig. 11) sur les globules sanguins de *Gryllus*, me semblent rappeler le plus certaines phases caryocinétiques des macronucléaires d'Éphémères; malheureu-

sement, elles sont trop simplifiées pour permettre une comparaison détaillée. Par contre, les aspects que je viens de décrire, diffèrent de ceux que PAILLOT (1933, p. 216) a donné pour les leucocytes de chenilles, où l'on note l'absence du fuseau achromatique et la concentration en bloc des chromosomes.

Chez les Insectes, les mitoses multipolaires ne sont connues à l'état normal, que dans les grosses cellules des cryptes de régénération de l'épithélium mésodéal de la larve de *Timarcha* (Coléoptère, voir LÉGER et DUBOSCQ 1902, p. 40) et dans celles de l'intestin postérieur de *Galleria mellonella* au début de la métamorphose (TCHANG YUNG-TAI 1930). En revanche, des cinèses atypiques sont mentionnées dans le tissu adipeux d'Insectes atteints de Microporidies — Blattes avec *Plistophora* (MERCIER 1908), Nèpes avec *Nosema* (POISSON 1928, p. 134) — ou d'autres infections, exemple chez *Pyrrhocoris* (KOWALSKI 1919). Ce dernier auteur y signale même le cas, unique à ma connaissance, d'un leucocyte en mitose pluripolaire (fig. 48).

II. — PREMIÈRES ÉBAUCHES NÉOPLASIQUES

C'est dans le sinus nourricier sous-alaire, que le processus néoplasique commence peu après l'installation de la larve ectoparasite au I^{er} stade. Considérons deux coupes transversales dans la partie postéro-centrale de la zone nourricière de deux Éphémères récemment parasitées, dont une *Heptagenia* mesurant 2,8 mm. et une *Rhithrogena* longue de 8 mm. (pl. XI, fig. 120; pl. X, fig. 114). A droite et à gauche du vaisseau dorsal, on observe les premières ébauches néoplasiques, apparues derrière les blessures pariétales, causées par les morsures de la larve de *Symbiocladius*. Malgré cet étroit voisinage, les formations néoplasiques basophiles se distinguent nettement des foyers inflammatoires (acidophiles; elles poursuivent leur évolution propre sans jamais participer au cycle inflammatoire des plaies.

Les premières ébauches néoplasiques naissent par l'agencement syncytial des macronucléaires. Le fait est particulièrement évident chez les hôtes contaminés à un âge précoce, tels les *Heptagenia* d'une taille de 2,5-3 mm., où, à côté d'une abondante réaction inflammatoire, les phénomènes néoplasiques demeurent encore faibles. On y voit (pl. VII, fig. 60) des macronucléaires, tout en gardant un noyau rond ou ovalaire, étirer leur cytoplasme suivant deux ou plusieurs prolongements qui

s'anastomosent avec ceux d'autres éléments semblables; il en résulte une lâche ébauche syncytiale basophile. Ailleurs, les macronucléaires fusiformes se collent non seulement bout à bout, mais aussi par le milieu du corps cellulaire, de manière à donner un syncytium compact, formé de plusieurs rangées d'éléments. C'est surtout le cas chez des Éphémères infestées à un stade nymphal avancé, par exemple une *Rhithrogena* de 8 mm. de long, au sinus nourricier de qui la figure 61 (pl. VII) est empruntée. Ici, l'ébauche néoplasique est développée et comprend plusieurs cellules à différentes phases de la caryocinèse. Ses éléments ont proliféré suivant des traînées irrégulières, entre lesquelles peuvent subsister des lacunes. Ils adhèrent intimement aux formations adipeuses, peu fournies, du sinus. D'autre part, avec leurs prolongements cytoplasmiques, les macronucléaires périphériques se fixent aux divers points de l'hypoderme. De chaque côté du tube cardiaque, le syncytium néoplasique tantôt s'étale en nappe, tantôt se rétrécit en un cordon, ou forme un îlot ramassé.

Plus la nymphe-hôte est jeune, plus ses fourreaux alaires sont petits, écartés entre eux, et son repli sous-alaire réduit. Dans ces conditions, les ébauches néoplasiques se forment plus en avant, dans la région postérieure du mésonotum lui-même, où viennent s'insérer les dernières fibres des muscles alaires obliques (fig. 120, pl. XI). En outre, cette région renferme du tissu adipeux, qui est plus abondant chez *Heptagenia* que chez *Rhithrogena*, surtout au-dessus d'une certaine taille des nymphes. En effet les coupes au niveau de la zone nourricière de deux *Heptagenia*, dont l'une de 2,8 mm. et l'autre de 5,3 mm. de taille, montrent que le tissu adipeux est notablement plus développé chez le sujet plus âgé, et ceci même en dehors du sinus sous-alaire (pl. XI, fig. 124-125). Le fait est digne de remarque, car dès le début, la poussée néoplasique est très active chez les Éphémères de taille moyenne et grande, possédant un riche tissu adipeux.

En somme, à l'origine du processus néoplasique, on trouve le fusionnement syncytial des macronucléaires, qui se multiplient en même temps par de fréquentes mitoses. Le second phénomène est l'exagération d'une propriété observée dans le sang des nymphes normales, alors que le premier n'est jamais constaté pendant le développement nymphal des Éphémères indemnes. Cependant, chez celles-ci, les petits lobes adipeux du sinus sous-alaire, se trouvent insérés à l'hypoderme par des éléments indifférenciés (pl. VII, fig. 59), présentant l'agencement syncytial des

macronucléaires néoplasiques. Ces derniers seraient, dès lors, à considérer comme des cellules embryonnaires ayant persisté dans l'hémocoel des nymphes-hôtes, et dont la double potentialité, leucocytaire et adipeuse, se réveillerait au cours des phénomènes néoplasiques.†

III. — ÉDIFICATION DE LA TUMEUR MÉSOTHORACIQUE

Les formations néoplasiques, déclenchées par la présence du Chironomide ectoparasite, augmentent au fur et à mesure de l'évolution larvaire de celui-ci. Chez une *Rhithrogena*, longue de 8 mm., pourvue d'une larve de *Symbiocladius* au stade II, elles sont déjà assez développées, pour amener le soulèvement de la région postéro-centrale du repli sous-alaire, d'où elles en ont gagné les côtés en direction antérieure (pl. X, fig. 115-116). Elles se présentent comme des amas basophiles irréguliers, partiellement collés aux lobes adipeux du sinus nourricier et reposant sur la musculature alaire. Elles possèdent la structure d'un syncytium, que d'étroites fissures parcourent dans tous les sens, le découpant en d'innombrables petits groupements, comprenant des noyaux très rapprochés, entourés de cytoplasmes homogènes et denses. Les noyaux vésiculeux sont parfois inégaux. Des figures caryocinétiques se rencontrent, tant à l'intérieur que sur les bords des amas syncytiaux (pl. VIII, fig. 95).

Le processus proliférant se poursuit activement, car près des anciennes plages d'une certaine importance, de nouveaux îlots ou traînées cellulaires naissent par la coalescence des macronucléaires, qui affluent de plus en plus dans le sinus sous-alaire. Au contact des productions néoplasiques, les nappes adipeuses et les couches obliques supérieures de la musculature alaire, subissent une dislocation progressive (pl. X, fig. 115-116). Il en résulte des cellules adipeuses ségréguées (pl. VIII, fig. 104) et des débris musculaires, que le courant sanguin charrie et dépose à distance dans les espaces hémocoeliens. Les fragments musculaires, arrondis et nucléés (fig. 103, pl. VIII) sont comparables aux caryolytes (BERLESE) provenant de l'histolyse des muscles pendant la métamorphose des Insectes holométaboles (voir HENNEGUY 1904, p. 584). La destruction des muscles appelle un afflux de micronucléaires qui, eux seuls, se chargent d'inclusions phagocytaires et aboutissent parfois à la formation de nodules leucocytaires.

Lors du III^e stade larvaire de *Symbiocladius*, les formations néo-

plasiques, en plein accroissement, continuent à élargir le repli sous-alaire, dont elles comblent la lumière sur tout son trajet et de là, elles s'étendent antérieurement, latéralement et en profondeur assez loin dans le mésothorax (pl. XI, fig. 121). Dans les points périphériques du sinus nourricier, le fusionnement des macronucléaires, très nombreux et en division mitotique, engendre constamment des ébauches syncytiales, reproduisant le mécanisme néoplasique initial. En même temps, le processus tumoral progresse par infiltration des lobes adipeux, qui existent normalement dans la région paracardiale et sur les côtés du mésothorax. L'infiltration néoplasique marche de pair avec l'hystolyse des muscles obliques superficiels et l'atrophie des paquets musculaires longitudinaux profonds, ce qui lui ouvre la voie entre le sinus alaire et les nappes adipeuses latérales. Les macronucléaires s'appliquent à la surface du tissu adipeux, prolifèrent dans ses interstices, déterminant la réduction des vacuoles graisseuses et le découpage du cytoplasme autour des noyaux plus gros. Finalement, les plages adipeuses apparaissent morcelées et envahies par des traînées syncytiales néoplasiques.

D'autre part, les anciens syncytiums ont subi des modifications structurales, dans le sens que plusieurs de leurs noyaux se sont agrandis, ayant acquis de gros nucléoles excentriques, parfois oblongs, unis par des trabécules radiaires à la chromatine disposée sous forme de granulations périphériques; parallèlement, les cytoplasmes basophiles ont intimement fusionné, se creusant çà et là de petites vacuoles. De toute évidence, il y a là une tendance d'évolution vers un jeune tissu adipeux.

Le processus néoplasique aboutit ainsi à l'édification d'une véritable tumeur mésothoracique, dont le développement maximum coïncide avec le début du IV^e stade larvaire du *Symbiocladius*. A ce moment, une partie de la tumeur est nettement visible à l'extérieur, car elle fait saillie comme un épais bourrelet blanchâtre à travers le repli sous-alaire excessivement distendu, chez l'Éphémère examinée *in toto*. Une vue de profil de l'ectoparasite en place sur son hôte, montre bien la tête du *Symbiocladius* étroitement appuyée contre l'extrémité du bourrelet tumoral, qui lui sert de zone nourricière (pl. III, fig. 21). En enlevant le Chironomide, l'épaisseur du bourrelet est telle, que les fourreaux alaires ne peuvent atteindre que par leurs bouts la région dorsale sous-jacente. Ce bourrelet apparaît encore mieux en vue dorsale, chez une nymphe parasitée, ayant subi l'ablation des fourreaux alaires supérieurs (fig. 22, pl. III).

La déformation due à la tumeur mésothoracique est également mise en évidence par la comparaison des coupes sagittales dans deux *Rhithrogena*, l'une normale et l'autre parasitée (pl. XI, fig. 122, 123), fixées immédiatement après la mue les conduisant au dernier stade nymphal. A la place d'un sinus vide et aplati, on trouve un abondant tissu tumoral qui détermine une bosse proéminente, englobant le repli sous-alaire et la région du mésonotum au-devant de l'insertion des fourreaux alaires.

Considérons la topographie interne de la tumeur à l'époque de son accroissement maximum, d'après les coupes transversales à trois niveaux différents d'une *Rhithrogena* longue de 8,5 mm., venant de muer pour entrer dans son dernier stade nymphal (pl. X, fig. 117-119). En nous reportant, en outre, aux coupes transversales par la région mésothoracique d'une nymphe indemne au même stade (fig. 112-113, pl. X) et d'une autre de la même taille, pourvue d'un *Symbiocladius* au II^e stade larvaire (fig. 115-116, pl. X), on peut reconstituer à présent la marche envahissante du processus néoplasique local. La prolifération expansive des macronucléaires à potentialités syncytiales, dans le sinus sous-alaire préalablement vide, se complique au delà du II^e stade larvaire de *Symbiocladius*, d'un accroissement infiltratif à travers les nappes adipeuses dorsales et latérales du mésothorax postérieur (voir aussi fig. 121, pl. XI). C'est ainsi, qu'au début du IV^e stade larvaire de l'ectoparasite, le tissu tumoral prend une extension considérable, allant du repli sous-alaire dilaté à l'extrême, vers l'intérieur du corps, où il arrive à se substituer aux gros paquets de la musculature alaire. Les faisceaux obliques de cette dernière ont subi une telle histolyse, qu'il en reste à peine quelques fibres; quant aux couches longitudinales frappées d'une forte atrophie, elles sont réduites à une paire d'insignifiants vestiges. La tumeur, comprend, à droite et à gauche du vaisseau dorsal, un système de volumineuses nappes basophiles, compactes et irrégulièrement découpées, se reliant les unes aux autres; celles-ci s'étendent en direction antérieure jusqu'aux muscles verticaux des pattes intermédiaires, et descendent sur les côtés, un peu au delà des grands troncs trachéens, situés à la mi-hauteur de l'intestin. Il ne s'agit donc pas d'une tumeur bien circonscrite, à limites précises, mais au contraire, d'un complexe néoplasique ayant une répartition tout à fait diffuse dans l'hémocoel mésothoracique de l'Éphémère-hôte.

Le syncytium tumoral (pl. VIII, fig. 96) offre, chez *Rhithrogena*, des

noyaux de différentes tailles, dont les plus grands rappellent ceux d'un jeune tissu adipeux. Ils sont assez serrés, car leur cytoplasme basophile demeure peu développé, pouvant présenter une aréole juxtanucléaire faiblement éosinophile, et rarement une petite vacuole graisseuse. Dans les lobes adipeux envahis, la réduction des vacuoles et la ségrégation cellulaire sont plus accusées qu'au stade précédent; il apparaît, en outre, dans leur cytoplasme, des inclusions basophiles caractéristiques, à structure lamelleuse concentrique. Des macronucléaires libres foisonnent tant sur les bords et dans les interstices des formations tumorales, que près de la paroi du sinus sous-alaire; on les observe même ailleurs, au contact des nappes adipeuses ventrales, dans les lacunes des trachéobranchies et des fourreaux alaires, etc.; des micronucléaires et des stérrocytes (œno-cytoïdes) leur sont entremêlés. Les divisions mitotiques n'ont pas cessé au sein des masses néoplasiques; elles se poursuivent chez les jeunes éléments, qui sont maintenant pour la plupart libres.

Dans les *Heptagenia* au même stade, les syncytiums néoplasiques montrent des caractères adipeux encore plus marqués, du fait qu'ils se chargent d'assez nombreuses vacuoles graisseuses. Chez cette dernière espèce, il m'a paru intéressant de contrôler l'aspect de la tumeur mésothoracique dans le cas où, en plus d'une larve ectoparasite au début du IV^e stade, l'hôte a son hémocoèle atteint d'une infection générale à *Endoblastidium*. C'est un Protiste voisin des Chytridinées (voir CODREANU 1931) et dont les plasmodes épuisent littéralement le tissu adipeux de l'Éphémère, pour se développer eux-mêmes. On voit nettement sur une coupe du mésothorax d'une telle *Heptagenia* (pl. XI, fig. 126), que malgré l'atrophie des nappes adipeuses normales, il s'est formé un abondant tissu néoplasique, qui s'étend du tégument mésothoracique dorsal jusqu'aux troncs trachéens latéraux, et n'a de particulier qu'une texture syncytiale très compacte, à cause de l'absence des vacuoles graisseuses. Il est naturel que le néoplasme ne puisse pas élaborer de la graisse dans un organisme, où celle-ci est électivement détournée au profit d'un parasite surajouté, les plasmodes d'*Endoblastidium*. Il est donc à présumer, que si en général la différenciation finale dans le sens adipeux du syncytium néoplasique est plus avancée chez *Heptagenia* que chez *Rhithrogena*, cela ne doit tenir qu'à la différence de métabolisme graisseux entre les deux espèces-hôtes. Il en ressort clairement d'autre part, que ce n'est pas le tissu adipeux secondairement envahi, qui ordinairement fait le volume de la tumeur mésothoracique, mais bien les forma-

tions néoplasiques elles-mêmes, lesquelles sont presque exclusivement représentées dans le cas examiné maintenant.

Il importe de relever enfin, que la prolifération mitotique et l'agencement syncytial des macronucléaires au cours de la phase néoplasique locale, ont pour résultat une véritable histogenèse, correspondant à l'édification de la tumeur mésothoracique dorsale. C'est là une différence essentielle entre ces formations néoplasiques et les productions inflammatoires les plus complexes, comme les nodules leucocytaires (granulomes) qui, bien que pouvant se rencontrer jusqu'au niveau même de la tumeur, ne réalisent jamais une structure réductible à un tissu préexistant de l'organisme, outre que leurs éléments constitutifs sont incapables de divisions cinétiques.

§ 2. — Phase généralisée

I. — L'ÉTAT LEUCÉMIQUE

La constitution d'une tumeur mésothoracique dorsale — par fusionnement des macronucléaires en syncytiums à tendance histogénique adipeuse — est suivie d'une seconde phase néoplasique, se manifestant par la prolifération diffusive à travers l'hémocoële entier, des mêmes éléments qui, cette fois, demeurent libres et s'accumulent progressivement dans le sang circulant, dont ils changent complètement l'image cytologique. Ces derniers phénomènes, je les ai signalés depuis longtemps (CODREANU 1930 *b*), mais je me suis mépris alors sur leur véritable signification, pour ne pas avoir tenu compte, faute de données suffisantes, de la phase tumorale locale, qui les précède.

La phase néoplasique généralisée commence à se préparer chez l'hôte, déjà à partir du II^e stade larvaire de son ectoparasite; cependant elle ne se déclare et ne s'accomplit qu'uniquement après l'entrée de l'Éphémère dans son dernier stade nymphal. Elle a pour origine des macronucléaires libres, qui affluent de bonne heure au niveau des syncytiums tumoraux, d'où ils sont en partie entraînés par le courant sanguin, de plus en plus loin, le long des espaces hémocoéliens, généralement ménagés entre les nappes adipeuses, ou entre celles-ci et le tégument. Là, ils peuvent se rassembler par petits nids et présenter des figures mitotiques, tout en étant entièrement libres et encore peu fréquents. Ensuite, à mesure que le tissu néoplasique déborde le sinus sous-alaire

et pénètre antérieurement et latéralement dans le mésothorax, on observe une agglomération notable de macronucléaires, quiescents ou en mitose, au contact des lobes adipeux ventraux et dorsaux, situés aux confins des formations tumorales fixes. Ce phénomène est encore local, car dès que l'on s'éloigne dans le reste de l'hémocoele, vers la tête ou dans l'abdomen, le nombre des macronucléaires décroît sensiblement. En général, la préparation de la prolifération généralisée, grâce à la dispersion des macronucléaires par la circulation lacunaire, se réalise plus tôt chez *Rhithrogena* que chez *Heptagenia*, et d'autant plus intensivement que la nymphe est plus grande.

Regardons plus particulièrement l'état de l'hémocoele chez l'Éphémère-hôte venant de subir sa dernière mue effective, la conduisant dans son ultime stade nymphal. *Symbiocladius*, lui-même, n'est qu'au début de son IV^e stade larvaire et la tumeur mésothoracique finit de s'accroître. Les nappes adipeuses se trouvant en dehors du territoire du néoplasme, semblent avoir gardé une structure normale (pl. XI, fig. 123) : elles sont très développées et renferment de nombreuses et larges vacuoles graisseuses. Toutefois, à un grossissement plus fort (fig. 127, pl. XII), on voit bien les macronucléaires insinués à la file, soit entre deux nappes adipeuses, soit entre celles-ci et la paroi du corps. Le même aspect, on le retrouve d'un bout à l'autre de l'hémocoele de la nymphe parasitée ; en outre, les lacunes des fourreaux alaires et des trachéobranches montrent beaucoup plus de macronucléaires que jusqu'à présent.

Suivons maintenant l'extraordinaire prolifération, qui va s'effectuer aux dépens des macronucléaires déjà disséminés dans tous les espaces hémocoeliens. C'est principalement au niveau des nappes adipeuses abdominales — sous-hypodermiques et périviscérales — que les éléments néoplasiques forment rapidement des colonies nombreuses. Voici un tel fragment adipeux (pl. IX, fig. 106), entouré de macronucléaires, qui adhèrent à sa surface et s'y divisent par caryocinèse, sans fusionner cependant entre eux, comme lors de l'édification de la tumeur mésothoracique. Les ovaires, organes pleins de réserves, attirent également les macronucléaires, qui s'accumulent contre leur tunique péritonéale et pénètrent même parmi les tubes ovariens. Les muscles alaires basophiles, qui ont subisté dans la région mésothoracique antérieure, étant hors de l'atteinte des syncytiums tumoraux, sont à présent couverts de macronucléaires sur leur pourtour. Par contre, les muscles acidophiles, fonctionnels à l'état nymphal, et les testicules chez les hôtes mâles, n'ayant pas

des réserves à céder, ne sont pas recherchés par les cellules néoplasiques. Il n'y a pas là une attaque phagocytaire de la part des macronucléaires, car ils sont toujours exempts d'inclusions et se comportent, de toute évidence, comme de véritables éléments parasites, qui empruntent — probablement par une action enzymatique — aux tissus riches en réserves, les substances nutritives nécessaires à leur prodigieuse multiplication. D'autre part, le sang circulant, baignant ces tissus, s'enrichit progressivement en macronucléaires néoplasiques, qui y continuent leurs divisions cinétiques.

Au point culminant de la prolifération généralisée des macronucléaires, l'hémocoèle se présente comme dans la figure 128 (pl. XII) qui, assez démonstrative par elle-même, gagne encore à être comparée à l'image de la même région, immédiatement après la dernière mue effective de l'hôte (fig. 127, pl. XII). Les éléments néoplasiques peuplent en quantité considérable les espaces hémocoéliens, d'ailleurs élargis par suite de la forte atrophie des nappes adipeuses. Celles-ci, ayant perdu la plupart de leurs enclaves graisseuses, sont réduites à des cordons étroits, disloqués par places. Les mêmes faits sont responsables de la remarquable castration des ovaires des Éphémères parasitées (voir p. 177). Ces profondes modifications survenues dans l'hémocoèle, apparaissent nettement sur le vivant, quand on examine les hôtes sur leur face ventrale à peu près transparente. En effet, les nappes adipeuses, qui offraient une disposition segmentaire caractéristique et se signalaient par leurs sphérules réfringentes de graisse, ont disparu et, d'une extrémité à l'autre du corps, s'étend maintenant un voile opalescent continu. Celui-ci est dû à l'épaississement du sang qui, dès que l'on pique l'Éphémère, jaillit en produisant d'abondants nuages laiteux. L'observation microscopique montre (pl. IX, fig. 107) que ce sang est une suspension excessivement riche en macronucléaires fusiformes, arrondis ou en mitose, parmi lesquels il ne subsiste que peu de micronucléaires, le tout dans un plasma formant un dense coagulum éosinophile. Vis-à-vis du sang normal, où prédominent les micronucléaires, le sang en question se distingue donc par l'augmentation numérique écrasante d'une autre lignée cellulaire, celle des macronucléaires néoplasiques, ce qui lui vaut pleinement l'appellation de leucémique, comme on le verra plus loin (p. 232).

La larve de *Symbiocladius* s'accroît parallèlement à l'instauration de la phase proliférante généralisée, et son corps arqué arrive à couvrir le 3^e tergite abdominal chez *Rhithrogena* (pl. III, fig. 19), le 4^e chez

Heptagenia, au moment où l'état leucémique est au maximum. L'atrophie des formations adipeuses ayant pour effet un élargissement des voies de retour de la circulation sanguine, celle-ci dispose maintenant d'un vaste espace périintestinal, où elle s'effectue plus librement. Grâce aux pulsations du vaisseau dorsal et aux contractions de l'intestin, le sang surchargé d'éléments néoplasiques, subit un brassage continu à travers l'hémocoele entier et baigne abondamment la zone nourricière de l'ectoparasite. En blessant la paroi du sinus sous-alaire, la larve de *Symbiocladius* ingurgite activement ce sang converti en une purée cellulaire, si bien que jusqu'à sa nymphose, elle réussit à vider la cavité générale de l'Éphémère de la plupart des macronucléaires néoplasiques. A cet égard, la comparaison du contenu intestinal de l'ectoparasite et de n'importe quelle région de l'hémocoele de l'hôte, les deux photographiés à la même échelle (pl. XII, fig. 128, 129), ne laissent plus aucun doute : l'identité entre les macronucléaires du sang leucémique de l'Éphémère et les éléments du bol alimentaire du Chironomide, est évidente. La raréfaction des cellules néoplasiques dans l'hémocoele de l'hôte se trahit sur le vivant, par une atténuation notable de l'opalescence de la face ventrale de celui-ci, au moment de la nymphose de l'ectoparasite.

II. — MORT DES NYMPHES CACHECTIQUES

Le passage de *Symbiocladius* au stade de nymphe, marque la fin du processus néoplasique, qui s'est successivement traduit par l'édification d'une tumeur mésothoracique et l'établissement d'un état leucémique dans l'hémocoele des Éphémères-hôtes. Tout d'abord, la tumeur mésothoracique — dont l'accroissement finit avec la dernière mue effective, qui en revanche ouvre la phase proliférante généralisée — dégénère pendant celle-ci : elle est disloquée dans le bourrelet sous-alaire à la hauteur des morsures de l'ectoparasite, tandis que plus profondément, elle entre en dégénérescence en même temps que le tissu adipeux. D'autre part, les macronucléaires libres ayant échappé à l'ingestion de *Symbiocladius*, se détachent des lobes adipeux et cessent leurs divisions mitotiques. Entraînés dans la circulation, ils évoluent vers le type micronucléaire : le corps cytoplasmique, bien que fusiforme et peu abondant, acquiert des affinités éosinophiles, alors que dans le noyau, le nucléole devient pariétal, se réduit et finit par se confondre avec les fragments de chromatine, disposés en damier. Je fais remarquer aussitôt, que les éléments prove-

nant de cette différenciation des cellules leucémiques, n'auront généralement pas de rôle à jouer dans la phagocytose ou dans l'inflammation.

D'ailleurs, la transformation des macronucléaires néoplasiques n'est pas isolée, mais elle apparaît solidaire aux modifications que subissent en même temps différents tissus et organes de l'organisme de l'Éphémère-hôte. Ainsi, le tissu adipeux, déjà réduit par la perte de ses enclaves graisseuses durant la phase leucémique, continue à être remanié après la nymphose de *Symbiocladius*. Il présente des noyaux amoindris, autour desquels se ségrègent des grumeaux protéiques basophiles, qui ensuite disparaissent graduellement, mettant à nu une faible trame éosinophile. Dans l'espace de 3-4 jours, donc environ lors de l'éclosion du Chironomide adulte, les formations adipeuses se trouvent complètement dégradées, ayant pris l'aspect de réseaux gonflés, à mailles élargies, à parois cytoplasmiques très minces, purement acidophiles, irrégulièrement ondulées et parsemées de petits noyaux, souvent dépourvus de nucléoles.

Une autre dégradation nette est celle de la paroi intestinale, dont il ne subsiste finalement qu'une fine tunique musculaire, par suite de l'aplatissement, de la dissociation et du rejet de l'épithélium mésodéal. Chez les hôtes femelles, les ovaires, ravagés par les éléments néoplasiques, se dépeuplent de plus en plus. C'est en vertu de cet appauvrissement tissulaire, que les Éphémères porteuses du sac nymphal de l'ectoparasite éclos, montrent sur le vivant une cavité générale apparemment vide, où ressortent parfaitement les faisceaux musculaires et les organes axiaux : chaîne nerveuse, intestin avec les tubes de Malpighi, troncs trachéens, vaisseau dorsal, gonades.

En outre, le milieu intérieur des Éphémères est, après la nymphose de leur *Symbiocladius*, dans un état d'épuisement avancé, que démontrent bien les cas où leur hémocoel est secondairement infecté par des Protistes. En effet, si ces endoparasites se sont tardivement surajoutés, ils vont dépérir, sans pouvoir développer une infection caractéristique. Par exemple, dans la cavité générale des *Rhithrogena* pourvues du sac vide du Chironomide, les Infusoires du genre *Ophryoglena* (voir CODREANU 1930 a) ne forment généralement que quelques cystes grégaires, dans lesquels on les trouve mourants, contenant un pigment jaune. Les Microsporidies (*Trichoduboscqia* ou une *Nosema*) s'y comportent dans le même sens, aboutissant à peine à quelques taches blanchâtres, éparses et minuscules, alors que d'ordinaire, elles donnent une infection massive généralisée, injectant en blanc crayeux la totalité des nappes adipeuses.

Je rappelle enfin (p. 136) que les Éphémères ayant porté un *Symbiocladius*, étant toutes arrivées dans leur dernier stade nymphal, extériorisent quelques faibles signes de métamorphose, tels le grisaillement des fourreaux alaires et le brunissement des cerques latéraux, signes mieux visibles chez *Heptagenia* que chez *Rhithrogena*. Toutefois, peu de jours après l'éclosion du Chironomide, elles meurent infailliblement à l'état de nymphes aquatiques, non sans avoir esquissé une mue, qui normalement, les aurait conduites au stade subimagonal.

Il importe de relever, que la plupart des remaniements tissulaires constatés chez les Éphémères-hôtes, depuis la nymphose de *Symbiocladius* jusqu'à leur mort, se produisent également au cours de la métamorphose des individus normaux de leur espèce. En sorte que, la subimago et d'autant plus l'imago, ne possèdent en fait de tissu adipeux, qu'une lâche trame éosinophile, dégradée relativement au réseau adipeux nymphal, par la mobilisation de ses réserves graisseuses et protéiques et par la réduction de ses noyaux; ces deux stades n'ont que des leucocytes définitivement différenciés, soit une majorité de micronucléaires et de stérocytes (œncytoïdes), alors que dans le sang nymphal, il y avait aussi des macronucléaires; leur paroi intestinale se réduit à une mince tunique musculaire, du fait de la dégénérescence et de l'exfoliation de l'épithélium mésodéal, développé et fonctionnel chez la nymphe seulement. Ces remaniements vont de pair avec l'édification de la forme extérieure de l'Éphémère ailée et de la maturation de ses organes génitaux, de même que des phénomènes d'histolyse accompagnent les processus histogénétiques dans la métamorphose des Insectes holométaboles. Cependant, chez les Éphémères, à la place des phénomènes histolytiques, on trouve un vieillissement tissulaire, portant non seulement sur les formations adipeuses qui garnissent abondamment l'hémocoel et dont les réserves sont normalement utilisées en vue de l'histogenèse imaginale, mais en général sur l'ensemble des structures somatiques. Toutes sont dans un état de différenciation extrême, inaptes au moindre renouvellement cellulaire. Ceci tient certainement plus à la vie imaginale très brève et autophage de ces Insectes, qu'au mode hémimétabole de leur métamorphose.

Les données ci-dessus expliquent pourquoi la prolifération néoplasique ne se poursuit rigoureusement pas jusqu'à la fin de l'existence des Éphémères-hôtes et précisent, en même temps, les circonstances de leur mort. A sa nymphose, la larve ectoparasite qui régit le processus

néoplasique, laisse l'organisme hospitalier dans un état d'épuisement, dû au déséquilibre que représente la prolifération elle-même et à la spoliation exercée aux dépens des productions néoplasiques. D'autre part, comme la phase tumorale locale va jusqu'à la dernière mue effective de l'Éphémère, la phase leucémique généralisée lui faisant suite, se superpose à l'ultième stade nymphal, lequel normalement, prépare la métamorphose. Mais du fait de son épuisement, l'Éphémère-hôte n'arrive à réaliser des phénomènes de sa métamorphose, que ceux d'ordre histolytique, amenant les dégradations tissulaires et l'appauvrissement du milieu interne, que l'on a constatés. Elle aboutit ainsi au terme inexorable de son cycle vital, sous la forme nymphale, incapable de reproduction, qui meurt en présentant de vagues modifications externes lors d'une tentative de mue, seuls indices vers une morphogenèse imaginaire.

Le déclin du pouvoir proliférant des éléments néoplasiques — soustraits d'ailleurs à l'action spécifique de l'ectoparasite en métamorphose — ne se produit donc que dans une ambiance tissulaire vieillie, qui ne comprend absolument plus de cellules jeunes ou susceptibles de multiplication. N'ayant plus possibilité de puiser les substances nutritives nécessaires à leur prolifération, les macronucléaires subissent l'empreinte de la métamorphose et se différencient plus ou moins complètement en micronucléaires, seule chose qu'ils pouvaient encore donner. En tant qu'éléments parasitaires dans l'organisme de l'Éphémère-hôte, leur cas est comparable à celui des *Ophryoglena* et des Microsporidies, que nous avons vu se trouver, eux aussi, dans l'impossibilité de s'y multiplier. Le processus néoplasique apparaît ainsi lié à la juvénilité tissulaire et à la plénitude de réserves qu'offre la période nymphale proprement dite.

III. — RÉALISATION DE L'ÉTAT LEUCÉMIQUE APRÈS ENLÈVEMENT DE L'ECTOPARASITE

L'enlèvement expérimental du *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire, je l'ai pratiqué tout d'abord dans le but d'en étudier les effets sur le développement ultérieur des Éphémères-hôtes, dont il a déjà été question (p. 137). Des essais du même ordre, mais alors suivis du contrôle histologique des nymphes privées de leur Chironomide, vont me permettre de vérifier ici les relations entre la larve ectoparasite au IV^e stade et la phase néoplasique généralisée, qui ordinairement évoluent ensemble.

TABLEAU XXIV. — Protocoles des expériences montrant la progression de l'état leucémique chez les nymphes d'*Heptagenia*, après enlèvement de leur *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire. Abréviations : d. m. e. h. = dernière mue effective de l'hôte; macronucl. = macronucléaires; mtst. = métasternum; st. abd. = sternites abdominaux; t. a. 1, ...4 = tergites abdominaux 1, ...4.

LARVE <i>Symbiocladius</i>				<i>Heptagenia</i> PRIVÉES LARVES <i>Symbiocladius</i>							
N ^{os}	DATE ENLEVEMENT (1933)	POSITION IV ^e STADE	MOMENT ENLEVEMENT	SEXE	TAILLE DÉBUT EN IMM.	ASPECT VENTRAL DÉBUT	DURÉE EXPÉR. EN JOURS	TAILLE FINALE EN IMM.	ASPECT VENTRAL FINAL	COMPOSITION SANG	ÉTAT TISSU ADIPEUX
1	1 IX	Transverse sur t.a.1	Lors d.m.e.h.	♀	7,5	Normal	6	7,3	Opalescence mtst. + début abd.	Très nombreux macronucl. (fig. 131, pl. XII)	Atrophié, en voie de méta- morphose
2	16 VIII	"	"	♂	6,2	"	4	6,5	<i>Idem</i> , plus faible	Nombreux macronucl.	"
3	1 IX	"	Après d.m.e.h.	♂	6,2	"	11	6,7	<i>Idem</i> , plus forte	Non coupée	
4	"	Coudée sur t.a.1-2	"	♂	7	"	6	7,5	"	Très nombreux macronucl.	Atrophié, en voie de méta- morphose
5	"	Coudée sur t.a.2	"	♀	6,8	Faible opales- cence mtst.	6	7	Blanchâtre nacré, généralisé	Nombre formidable macronucl. (fig. 130, pl. XII)	"
6	10 IX	Arquée sur t.a.3	"	♀	6,5	<i>Idem</i> + début abd.	7	6	"	Très nombreux macronucl. ± évolués	Atrophié, méta- morphosé
7	16 IX	"	"	♀	6	"	4	6	"	"	"
8	7 VIII	Arquée sur t.a.4	"	♀	7	Opalescence mtst. + st. abd. 1-4	4	7	"	Non coupée	
9	1 IX	"	"	♀	6,8	"	6	7	"	Nombreux macronucl. ± évolués	Atrophié, méta- morphosé
10	3 VIII	"	"	♀	6,2	"	4	6,5	"	"	"

L'ectoparasite s'accroît à mesure que la prolifération leucémique gagne tout l'hémocoel, auquel il va soustraire jusqu'à sa nymphose la plupart des macronucléaires néoplasiques. En l'absence du *Symbiocladius*, le processus néoplasique se généralise-t-il? Dans l'affirmative, que devient le sang leucémique et quel est le sort de l'Éphémère, qui n'en aura plus été spoliée?

Le tableau XXIV systématise les données expérimentales, portant sur 10 *Heptagenia*, dont le *Symbiocladius* fut successivement enlevé, depuis qu'il couvrait transversalement le 1^{er} tergite abdominal de l'hôte lors de la dernière mue effective, jusqu'au paroxysme de l'état généralisé, quand l'ectoparasite en position arquée, occupait les 4 premiers tergites

abdominaux de l'Éphémère. Ces *Heptagenia* furent fixées après un nombre de jours dépassant généralement l'intervalle nécessaire à la nymphose du Chironomide dans les cas témoins. Leur examen histologique conduit aux principaux résultats suivants :

a) Malgré l'absence de l'ectoparasite dès le début de l'ultième stade nymphal de l'Éphémère, les éléments néoplasiques poursuivent leur prolifération diffuse à travers l'hémocoèle, aboutissant à un état leucémique du sang.

On sait que, immédiatement après la dernière mue effective de l'hôte, les macronucléaires sont à peine éparpillés dans les espaces hémocoéliens, entre les nappes adipeuses encore pleines de réserves (pl. XII, fig. 127). Eh bien, l'*Heptagenia* n° 1, privée à ce moment de son *Symbiocladius*, offre 6 jours après, une face ventrale nettement opalescente, traduisant la disparition des sphérules graisseuses, par suite d'une abondante multiplication des macronucléaires à la surface du tissu adipeux et dans le sang. A la résection de l'extrémité abdominale, ce sang (fig. 131, pl. XII) apparaît comme une agglomération excessivement dense de macronucléaires basophiles fusiformes, inclus dans un épais coagulum plasmatique acidophile. L'état leucémique atteint son plus haut degré chez la nymphe n° 5, débarrassée d'une larve plus avancée, s'étendant sur son 2^e tergite abdominal. Le plasma sanguin formant un net coagulum éosinophile, charrie une immense quantité d'éléments néoplasiques fusiformes, qui comblent les espaces hémocoéliens, élargis du fait de l'atrophie des formations adipeuses (fig. 130, pl. XII). D'autres macronucléaires persistent au contact de ces dernières, lesquelles sont en voie de dégradation, montrant un réseau débile, parsemé de grumeaux basophiles autour des noyaux.

b) La production de leucocytes néoplasiques, apparaît plus considérable chez les *Heptagenia* déparasitées que chez celles pourvues d'un *Symbiocladius*; elle s'arrête dans les premières à un taux maximum, tandis que dans les secondes, elle baisse à mesure que l'ectoparasite approche de la nymphose. Corrélativement, la face ventrale des sujets n°s 6-10 a conservé jusqu'à la fin des expériences, un aspect laiteux aux reflets nacrés, autrement plus intense que chez les témoins parasités, dont l'opalescence s'est effacée peu à peu. De toute évidence, il y a là, la contre-épreuve de l'ingestion du sang leucémique par la larve du Chironomide, qui est la cause de la raréfaction graduelle des macronucléaires dans l'hémocoèle des Éphémères parasitées jusqu'au bout.

c) Les éléments néoplasiques demeurés en masse dans la cavité générale des *Heptagenia* débarrassées de leur *Symbiocladius*, y évoluent vers le type micronucléaire, parallèlement à la simplification structurale du tissu adipeux, du mésentéron et à l'apparition des caractères externes de la métamorphose. Certains macronucléaires modifiés renferment des inclusions phagocytaires, provenant de la destruction des tissus, consécutive à l'accumulation persistante des cellules néoplasiques dans l'Éphémère-hôte. D'autre part, sous la pression du sang leucémique, le tégument peut céder aux endroits de moindre résistance, occasionnant d'abondantes hémorragies, que j'ai déjà signalées à propos de l'acte abortif de la dernière mue nymphale des Éphémères déparasitées (p. 143). Là aussi, les phénomènes de métamorphose provoquent le déclin du processus néoplasique par la dégradation déjà connue du milieu interne. La métamorphose se manifeste même avec plus de netteté dans l'édification de la forme externe adulte et dans la tendance à l'éclosion subimaginale (voir p. 138). Ceci peut être dû : 1° à l'utilisation des matériaux, qui ordinairement font l'objet de la spoliation; 2° à une moindre intensité de la prolifération leucémique, quand l'ectoparasite est enlevé, que lorsqu'il ne l'est pas.

d) Toutefois, c'est la réalisation de l'état leucémique en l'absence de *Symbiocladius*, qui explique l'incapacité des Éphémères privées de leur ectoparasite, d'achever leur métamorphose, ce que j'ai établi auparavant sur une cinquantaine (55) de sujets (voir p. 142). Le bilan est très significatif : si la larve enlevée couvre jusqu'au 2^e tergite abdominal de l'hôte, seulement 25 p. 100 d'*Heptagenia* et 10 p. 100 de *Rhithrogena* donnent des subimagos, d'ailleurs atrophiques, incapables de se transformer en imagos aptes à la reproduction; si la larve enlevée dépasse le 2^e tergite abdominal de son Éphémère, celle-ci meurt sans jamais pouvoir aboutir à l'état subimaginal. C'est donc moins la spoliation, que le déséquilibre tissulaire, représenté par le processus néoplasique, incurable au delà de la phase tumorale locale, qui fait échouer la métamorphose.

§ 3. — Discussion des faits

I. — PARALLÈLE AVEC LES PHÉNOMÈNES CONNUS CHEZ LES INSECTES

a) *Réactions tissulaires inflammatoires.* — Je viens de décrire le processus proliférant, qui se déroule dans l'hémocoel des Éphémères

hôtes de *Symbiocladius*, comme étant d'ordre néoplasique et par conséquent essentiellement distinct des lésions inflammatoires (plaies dues aux morsures de l'ectoparasite et nodules leucocytaires) avec lesquelles il coexiste. Dans quelle mesure, cette dualité se justifie-t-elle et pourquoi ne pas faire plutôt rentrer le tout dans le domaine de l'inflammation? Par exemple, pourquoi ne pas considérer l'édification de la tumeur mésothoracique aux dépens des macronucléaires, comme une production inflammatoire de tissu adipeux?

Non seulement, les faits eux-mêmes, mais aussi tout ce que l'on sait jusqu'à présent sur les réactions tissulaires des Insectes, s'opposent à cette dernière interprétation. Tout d'abord, la capacité réactionnelle du tissu adipeux est très faible dans l'inflammation. Ainsi, IWASAKI (1927) en injectant des particules de celloïdine dans l'hémocoel des chenilles de *Galleria mellonella*, observe parallèlement à la formation de nodules leucocytaires, certaines modifications dans les lobes adipeux au contact des particules étrangères (p. 334). Après la réduction des enclaves graisseuses, il s'y produit une ségrégation des cellules adipeuses, qui s'arrondissent et tombent dans la circulation. Toutefois, ces éléments ségrégés ne phagocytent pas, ne participent pas à l'élaboration des nodules, ne se divisent pas; ils ont été simplement disloqués et ne jouent aucun rôle actif.

Un résultat intéressant est celui de Mme LAZARENKO (1925, p. 448), qui décrit la naissance de lames adipeuses à partir de leucocytes dans le voisinage des nodules leucocytaires, formés autour de petits tubes de celloïdine introduits dans la cavité générale des larves d'*Oryctes*, âgées de 2-3 ans. Des leucocytes arrondis du type micronucléaire s'immobilisent, s'agglomèrent et s'hypertrophient en se chargeant de gouttelettes graisseuses, alors que leurs noyaux s'appauvrissent en chromatine et leurs cytoplasmes perdent leurs affinités basophiles. Mais cette transformation, qui s'accomplit en l'absence de mitoses 25 à 70 jours après l'opération, n'aboutit qu'à des productions tissulaires insignifiantes et d'aspect normal, n'ayant en somme que la valeur d'une infiltration graisseuse¹.

D'autre part, l'étude de l'influence de différents parasites d'Insectes sur leurs hôtes, n'apporte aucun élément réactionnel nouveau, susceptible de faire rattacher à l'inflammation le processus proliférant de l'hémocoel des Éphémères pourvues de *Symbiocladius*. PANTEL, l'un des

1. Pour la définition anatomo-pathologique de cette notion, voir ROUSSEY, LEROUX, OBERLING 1933, I, p. 24.

premiers auteurs qui ait histologiquement étudié les effets du parasitisme dans de nombreux cas de Diptères entomobies, n'y décèle pour le tissu adipeux que des modifications passives, soit la disparition des vacuoles graisseuses (1913, p. 118) ou le clivage mécanique par suite de l'intro-mission du parasite (1910, p. 140). « Les amas conjonctivoïdes » que les leucocytes peuvent former autour des « gaines cutanées » servant à la fixation des parasites au niveau des « soupiraux » percés dans le tégument des hôtes (1910, p. 140), de même qu'autour des parasites malades ou morts et de leurs exuvies (p. 158), sont reconnus par l'auteur lui-même, comme étant de nature inflammatoire. Ils correspondent de toute évidence aux nodules leucocytaires, dont j'ai déjà traité (p. 197) et qui se séparent nettement du processus tumoral. En fait de réactions des tissus d'un *Dystiscus marginalis* au contact de larves enkystées de Distome, HOLLANDE (1920 b) observe une légère diminution des réserves et un certain polymorphisme des noyaux du corps gras ; les kystes sont entourés d'un épais manteau de « leucocytes-phagocytes » (micronucléaires), en dehors de toute autre sorte de leucocytes.

Ce sont d'ailleurs les nodules leucocytaires qui représentent le mode réactionnel le plus général des Insectes envers leurs parasites. ECKSTEIN (1930) insiste sur la production de mélanine dans les nodules entourant les Tachinaires endoparasites de la larve de *Lyda stellata* (Tenthredinide), fait qui a été observé aussi ailleurs. Mme LARTSCHENKO (1933) explique le développement abortif d'Hyménoptères parasites dans les chenilles de *Loxostege sticticalis* et *Pieris brassicae*, par la formation de capsules cellulaires, non pas aux dépens des phagocytes, mais d'éléments mésenchymateux provenant de l'espace péricardial. CHEN (1934) s'occupe de l'évolution des nodules leucocytaires formés autour des cysticercoïdes de *Dipilydium caninum*, en rapport avec les stades larvaire, nymphal et adulte de l'organisme hospitalier, *Ctenocephalides felis*.

Récemment BOESE (1936) a recherché l'action de divers parasites, (Microsporidies, Trématodes, Nématodes, Diptères et Hyménoptères), sur les différents tissus de leurs hôtes, appartenant aux principaux groupes d'Insectes (Lépidoptères, Mycétophylides, Coléoptères, Hyménoptères, Aphides, Coccides). Pour ce qui est du tissu adipeux, il en a observé la désintégration au voisinage des parasites, et chez les chenilles de *Biston hirtaria*, il a vu l'apparition de « noyaux accessoires », qui sont libérés dans l'hémolymphe, où ils dégénèrent. Mais le rôle réactionnel le plus important est dévolu aux éléments du sang, notamment aux micro-

nucléocytes de PAILLÔT, qui donnent depuis de simples agglomérations leucocytaires jusqu'à des nodules structurés (*contra* LARTSCHENKO). Généralement, la réaction est d'autant plus intense que le parasite est plus jeune; elle s'affaiblit et devient nulle envers les parasites avancés¹. De même que CHEN, l'auteur allemand trouve des leucocytes en mitose plus ou moins près des nodules, phénomène qui entre dans le cadre de la caryocinétose, dont la signification est discutée un peu plus loin (p. 225).

b) *Modalités de l'histogénèse adipeuse normale.* — Même sous l'action de facteurs très complexes, tels les parasites, il n'y a pas de prolifération du tissu adipeux au cours de l'inflammation chez les Insectes, mais uniquement formation de nodules leucocytaires, correspondant à un état associé des amibocytes du sang (voir p. 200). Envisageons maintenant les rapports possibles entre la genèse du syncytium tumoral à caractères adipeux chez les Éphémères porteuses de *Symbiocladius* d'une part, et les divers mécanismes de l'accroissement du tissu adipeux pendant le développement normal des Insectes, d'autre part. Cet aperçu sera limité à l'évolution postembryonnaire d'avant la métamorphose, qui seule peut être comparée à ce qui se passe dans la période nymphale des Éphémères, dont le développement est hémimétabole.

Je rappelle que durant l'embryogenèse, éléments adipeux et leucocytes primordiaux naissent des régions voisines des somites mésoblastiques, qui perdent leur disposition épithéliale et se résolvent en des amas coelenchymateux à l'intérieur de la cavité primaire blastocœlienne (DAWYDOFF 1928, p. 596). Ultérieurement, l'accroissement du tissu adipeux s'effectue suivant plusieurs modalités variant avec le groupe d'Insectes, à savoir :

1^o Les cellules adipeuses demeurent en nombre constant et ne font qu'augmenter leur volume, au fur et à mesure qu'elles accumulent des réserves. C'est généralement le cas chez les Hyménoptères et les Diptères (PÉREZ 1902, 1910, p. 212; SCHMIEDER 1928).

2^o En même temps que les éléments adipeux croissent, leurs noyaux peuvent se multiplier par voie mitotique. Les caryocinèses précèdent de peu l'époque des mues chez les chenilles de Lépidoptères (*Serica mori*, BERLESE 1901; Bombycides, POSPIELOFF 1911; *Hyponomeuta padella*, Mme HUFNAGEL 1918, p. 61), chez les larves de Coléoptères (*Galerucella*

1. Comparer à la marche inverse présentée par la réaction néoplasique des Éphémères-hôtes de *Symbiocladius*.

luteola, POYARKOFF 1910, p. 103) et chez les Hémiptères aquatiques (*Gerris thoracicus*, POISSON 1924, p. 152). En outre, on les a décrites chez les larves de Phasmides (*Leptynia attenuata*, DE SINÉTY 1901, p. 177) et d'Hémiptères terrestres (*Pyrrhocoris apterus*, KOWALSKI 1919), sans en préciser le rapport avec la mue. Les mitoses seraient limitées à la période imaginale chez *Dytiscus* (KREUSCHER 1922, p. 269). Fait exceptionnel, HOLMGREN ((1907, p. 58) en signale dans le tissu adipeux profond d'une larve de Mycétophilide et SCHNELLE (1923) chez la larve d'Abeille venant d'éclore.

D'autre part, une multiplication amitotique des noyaux adipeux aurait lieu chez les larves de *Pieris* (NAKAHARA 1917) et de *Dytiscus* (KREUSCHER).

3° Des leucocytes chargés de graisse peuvent se joindre aux formations adipeuses préexistantes, par exemple chez les larves récemment écloses de Lépidoptères (*Pieris*, BERLESE, POSPIELOFF) et d'Hémiptères (POISSON).

4° Des foyers de prolifération mixte d'éléments adipeux et de leucocytes furent découverts par SCHAEFFER (1889, p. 626) et retrouvés par Mme HUFNAGEL (1918, pl. III, fig. 1-2) chez les chenilles de *Hypnomena*. Ils sont métamériquement disposés dans le thorax et l'abdomen, formant des îlots très basophiles, accolés aux nappes adipeuses périphériques. Ils présentent un amas de jeunes cellules adipeuses, creusées de petites vacuoles, se prolongeant par une accumulation de leucocytes germinatifs, dont plusieurs en mitose. Ce seraient des bourgeons mésodermiques, qui persistent pendant la vie larvaire (WHEELER 1892, p. 256) avec leur double potentialité sanguine et adipeuse, fonctionnant d'une manière continue, indépendamment du rythme des mues.

Comment s'accroît le tissu adipeux pendant le développement post-embryonnaire des Éphémères normales? Mme BUYS (1924, p. 507), seul auteur moderne qui se soit intéressé à l'histologie adipeuse chez les Éphémères (nymphes d'*Heptagenia* et de *Chironetes*), n'a pas traité la question. D'après mes observations portant sur des nymphes d'*Heptagenia* et de *Rhithrogena* depuis une taille respectivement de 2,5 et 3,5 mm., le tissu adipeux ne subit pendant toute l'évolution nymphale qu'un accroissement de volume, en s'enrichissant progressivement de boules graisseuses et d'albuminoïdes acidophiles. Ses noyaux grandissent inégalement et leur forme vésiculeuse primitive peut devenir irrégulière, mais ils ne se divisent jamais par mitose. Les leucocytes sont rares à la surface

des formations adipeuses et aucune transition ne s'établit entre ces deux espèces cellulaires. Cependant, certaines nappes moins évoluées (pl. VII, fig. 59) offrent vers leur insertion avec l'hypoderme, des éléments indifférenciés, dont la forme et l'agencement rappellent les macronucléaires des premiers syncytiums néoplasiques.

En somme, le tissu adipeux normal acquiert une disposition fixe depuis la fin de l'embryogenèse, en sorte que son pouvoir proliférant s'affaiblit ou disparaît complètement pendant le développement post-embryonnaire, suivant le groupe d'Insectes auquel on a affaire. Il est clair que chez les Éphémères, où sa prolifération est nulle au moins durant la période nymphale, la formation du syncytium tumoral sous l'action du *Symbiocladius*, est bien un processus néoplasique, que l'on ne saurait attribuer au jeu normal de l'histogenèse adipeuse. D'autre part, mieux encore que les foyers générateurs adipo-leucocytaires, connus chez les chenilles de Lépidoptères, la réaction néoplasique des Éphémères à *Symbiocladius*, illustre l'existence d'un lien génétique entre les cellules sanguines et adipeuses, au delà de la période embryonnaire chez les Insectes. On voit, en effet, les macronucléaires, éléments indifférenciés de l'hémocoèle des Éphémères, réaliser successivement leur double potentialité, adipogène et lymphopoiétique, au cours des phases locale et généralisée du processus néoplasique, déterminé par le Chironomide ectoparasite. Ce processus proliférant ne garde pas moins son caractère pathologique, car il épuise les réserves de l'organisme et par la rupture consécutive de l'équilibre tissulaire, il amène la suppression de la métamorphose de l'Éphémère-hôte.

c) *La Caryocinétose*. — Puisque la phase généralisée du processus néoplasique se traduit par une multiplication excessive des macronucléaires dans l'hémocoèle des Éphémères parasitées, allons voir jusqu'à quel point cet effet se distingue-t-il des modifications intervenant par suite de diverses circonstances dans la cytologie du sang des Insectes.

ZOTTA (*in* ZOTTA et IONESCO 1929, p. 275) signale une assez forte augmentation des leucocytes micronucléaires par rapport aux macronucléaires, chez les chenilles de *Galleria mellonella*, soumises à une inanition prolongée. TAYLOR (1935) obtient une rapide élévation du pourcentage des micronucléaires, sans aucune modification du taux des cinèses, dans le sang de *Periplaneta americana* adultes, qui manquent de nourriture ou d'humidité suffisantes. Il semble donc, que des conditions ambiantes

défavorables influent sur la formule leucocytaire, mais dans un sens inverse de celui constaté sous l'action de *Symbiocladius*.

Par contre, Mme LAZARENKO (1925, p. 450) remarque, peu après la saignée des larves d'*Oryctes*, une abondance particulière de jeunes leucocytes dans le sang, qui auraient pris naissance par divisions mitotiques dans les organes globuligènes.

Ceci nous conduit à envisager la notion de caryocinétose que PAILLOT (1919 b; 1933, p. 239) a introduit pour exprimer un notable accroissement du nombre des leucocytes en mitose, provoqué par l'inoculation de microbes peu virulents dans la cavité générale des chenilles de plusieurs Lépidoptères. Seuls les macronucléocytes entrent en division et la proportion des cinèses s'élève, de 3-4 p. 1.000 qu'elle est normalement, jusqu'à 30-40 p. 1.000, décuplant en somme. Cette réaction multiplicative des leucocytes comporte une période latente de 20 à 48 heures, après laquelle elle dure 2-3 jours environ. Elle est également déclenchée par l'injection d'émulsions bactériennes chauffées jusqu'à 100° C, de blanc d'œuf, de sang complet de Vertébrés ou de sérum seulement. Ce serait un phénomène d'immunité en plus de celui de la phagocytose, à qui il fait suite dans le sang des chenilles dites résistantes. En même temps, la caryocinétose aurait une signification physiologique très générale correspondant aux ondes de cinèse, produites par DUSTIN en injectant des protéines aux Mammifères.

IWASAKI (1925) fait varier les conditions expérimentales du déclenchement des mitoses dans le sang des chenilles de *Galleria mellonella*. L'augmentation de la température entre certaines limites a pour effet de rehausser l'intensité de la caryocinétose, due à l'injection de peptones ou d'émulsions microbiennes. Même résultat, en employant des produits neutres, mais irritants, tels les alcools amylique et butylique, le xylol, l'essence de térébenthine, chacun allié à la vaseline. Cet auteur considère la caryocinétose comme étant le strict équivalent chez les Insectes, des ondes de cinèse de DUSTIN chez les Mammifères.

La caryocinétose est également un des phénomènes réactionnels des Insectes envers leurs parasites. C'est ainsi que la fréquence des mitoses dans le sang, peut s'accroître de pair avec l'élaboration des nodules leucocytaires (CHEN 1934, p. 621; BOESE 1936, p. 248). Enfin, ZOTTA et Mlle TEODORESCO (1933) consignent d'intéressantes observations à propos d'une maladie expérimentale des chenilles de *Galleria* avec le Flagellé *Leptomonas pyrrhocoris*. Au point culminant de l'infection cœlo-

mique, d'ailleurs mortelle, le sang acquiert un « aspect embryonnaire » renfermant à peu près exclusivement des « proleucocytes », fait qui n'est pas spécifique, car il se produit également dans les infections bactériennes ou après l'injection de suspensions inertes (encre de Chine, etc.). Mais un séjour à une température de 39° C, tue les *Leptomonas* et guérit les chenilles. Celles-ci présentent alors une crise de prolifération, sorte de caryocinétose des proleucocytes, qui ne tardent pas à reconstituer la formule leucocytaire normale.

L'essentiel dans la caryocinétose, c'est que la proportion des mitoses tout en augmentant dans le sang, ne fait pas croître le pourcentage des leucocytes germinatifs relativement aux autres catégories leucocytaires (cf. PAILLOT 1933, p. 240; IWASAKI, p. 589). Donc, il y a là un phénomène réparateur, d'ailleurs lié à la survie de l'Insecte et tendant à la compensation des leucocytes bloqués ou détruits au cours des états inflammatoires. Quant à « l'aspect embryonnaire » de la formule leucocytaire dans la flagellose expérimentale chez *Galleria*, il semble résulter non pas d'un excès réel de « proleucocytes », mais seulement du fait de l'élimination des autres types leucocytaires de la circulation.

A l'égard de ces phénomènes, la définition d'état leucémique appliquée au sang des Éphémères porteuses de *Symbiocladius* garde toute sa valeur, car elle désigne une prépondérance effective des macronucléaires, qui atteignent, en se multipliant par mitose, une densité extraordinaire, et forment ainsi la principale nourriture de l'ectoparasite. D'un autre côté, cette prolifération néoplasique des macronucléaires est un des exemples les plus démonstratifs, en raison même de son intensité pathologique, de ce que la lymphogenèse s'accomplit chez les Insectes par caryocinèses répétées des plus jeunes leucocytes libres, qui tirent leur énergie reproductrice des réserves du tissu adipeux.

II. — VALIDITÉ DE L'INTERPRÉTATION NÉOPLASIQUE

L'incursion que nous venons de faire dans le domaine entomologique, n'a relevé aucun ordre de faits, auquel pourrait se ramener naturellement le processus proliférant de l'hémocoele des Éphémères hôtes de *Symbiocladius*. Jusqu'à plus ample informé, cette prolifération des macronucléaires apparaît comme un phénomène entièrement nouveau chez les Insectes, en réponse à une action parasitaire que l'on est enclin à considérer comme spécifique (voir p. 234).

a) *Incompatibilité avec l'inflammation.* — Entre la réaction proliférante des Éphémères et les productions inflammatoires typiques, il y a non seulement de profondes différences structurales, que j'ai déjà fait valoir à plusieurs reprises (p. 211), mais aussi d'ordre biologique. En effet, les phases de cette prolifération ne sont pas à concevoir comme un processus de défense de l'organisme hospitalier contre son ectoparasite, pour les raisons que voici : 1^o le syncytium tumoral bien que commençant derrière les plaies par morsure, ne participe pas à leur cycle inflammatoire ; 2^o la tumeur mésothoracique se développe au niveau où siège le Chironomide, mais elle cesse de s'accroître à partir du IV^e stade larvaire de *Symbiocladius*, justement quand la taille de celui-ci devient importante et ses morsures plus nuisibles ; 3^o durant la phase leucémique, les macronucléaires se multiplient toujours, sans se porter aux endroits enflammés, et ce n'est qu'après la nymphose de l'ectoparasite, quand celui-ci n'agit plus sur son hôte, que ceux qui n'ont pas été ingérés, évoluent en micronucléaires aptes à la phagocytose ; 4^o les macronucléaires continuent à proliférer dans l'hémocoele des Éphémères, même privées de leur larve de *Symbiocladius* au IV^e stade ; 5^o dans l'ensemble, cette réaction proliférante n'a pas un effet salulaire pour l'hôte, car c'est elle qui est principalement responsable du déséquilibre tissulaire et métabolique déterminant la suppression de la métamorphose.

b) *Différences avec les réactions réticulo-endothéliales.* — La double potentialité, adipogène et lymphopoïétique, que les macronucléaires manifestent au cours du processus néoplasique, fait penser aux propriétés des histiocytes, les éléments fondamentaux du système réticulo-endothélial des Vertébrés. Les histiocytes sont des cellules conjonctives fixes, vastement réparties dans l'organisme adulte (conjonctif lâche, séreuses, charpente réticulaire et endothéliums des organes hématopoïétiques, foie, etc.), où elles présentent une grande activité phagocytaire, captant les éléments cellulaires usés ou nuisibles et se reconnaissant à l'accumulation de colorants vitaux électro-négatifs et d'autres suspensions colloïdales ou à gros grains.

Sous l'influence de causes irritatives, les histiocytes se mobilisent, deviennent amiboïdes et passent dans la circulation, fonctionnant comme des macrophages dans l'inflammation. En outre, dans de nombreux états pathologiques, les histiocytes offrent un potentiel hémopoïétique total, pouvant reproduire n'importe quelle lignée cellulaire du sang. Ainsi « le système histiocytaire est une variété de tissu où se rencontrent

le conjonctif et le sang, et où se retrouvent chez l'adulte des processus qui ont existé d'une façon beaucoup plus active chez l'embryon, processus qui ont consisté en la différenciation abondante d'éléments sanguins aux dépens du mésenchyme » (BOUIN 1929, I, p. 279). Par contre, MAXIMOW (1927, p. 537, 548) nie la capacité sanguiformative des histiocytes en dehors de leur transformation en « polyblastes » macrophagiques; ceux-ci ne posséderaient que des potentialités évolutives réduites dans le sens fibrocytaire ou adipeux, au cours de l'inflammation chronique. Seuls les éléments mésenchymateux embryonnaires du conjonctif adulte, auxquels les histiocytes furent souvent confondus, seraient réellement capables d'hématopoïèse (p. 546).

Faut-il assimiler le processus néoplasique des Éphémères parasitées, aux phénomènes d'ordre histiocytaire ? Certes non, car les macronucléaires tout en réalisant « le trait d'union » entre leucocytes et tissu adipeux, ne sont, contrairement aux histiocytes, que des phagocytes accidentels (pl. VIII, fig. 97-98), la fonction phagocytaire étant principalement assumée par les micronucléaires, qui ont des aptitudes à la fois micro- et macrophagiques (pl. VIII, fig. 99-102). Il s'agit donc chez les macronucléaires, d'une réaction essentiellement proliférante, n'ayant nullement la phagocytose pour but. Il est à remarquer d'ailleurs, qu'un rapprochement avec le système réticulo-endothélial, n'exclut pas une interprétation néoplasique, vu que ce système peut donner des néoplasies chez les Vertébrés.

c) *Points communs avec les processus tumoraux des Vertébrés.* — Les auteurs ont déjà parlé de phénomènes néoplasiques chez les Insectes, phénomènes auxquels j'ai consacré une revue critique dans le chapitre suivant. Mais étant donné que nos connaissances des tumeurs reposent principalement sur l'étude de l'Homme et des Mammifères, c'est aux notions fondamentales de l'Anatomie Pathologique qu'il faut en appeler pour juger le bien-fondé de l'interprétation néoplasique attribuée au processus proliférant des Éphémères porteuses de *Symbiocladius*. Dans leur magistral « Précis », ROUSSY, LEROUX et OBERLING (1933, II, p. 972) disent : « Le terme de tumeur doit être réservé aux réactions tissulaires dans lesquelles la prolifération exagérée des éléments joue un rôle prédominant et aboutit à une surproduction tissulaire qui persiste et qui a tendance à s'accroître. » Ensuite (p. 983) : « Le cancer résulte, en dernière analyse d'une prolifération anormale, anarchique de certaines cellules de l'organisme et, en principe, toute cellule fertile est susceptible de devenir le point de départ d'une tumeur maligne. » Dans ce qui suit, je

vais mettre en relief et commenter à la lumière des principes généraux formulés par ces auteurs, les résultats caractéristiques trouvés au cours de la réaction proliférante des Éphémères.

1° D'un bout à l'autre, ce processus intéresse une lignée de cellules embryonnaires correspondant aux macronucléaires, leucocytes germinatifs, ainsi qu'aux plus jeunes éléments adipeux, qui sont frappés d'un trouble de multiplication, se traduisant par une fréquence extraordinaire de leurs mitoses, dont certaines multipolaires. Les macronucléaires quiescents présentent également des anomalies. Or, il est établi, que le mécanisme le plus général de la formation des tumeurs, consiste dans la division caryocinétique de leurs éléments constitutifs. En rapport avec ceci, les « irrégularités mitotiques traduisent bien la perturbation biologique de la cellule cancéreuse, mais elles ne sont pas propres aux cancers » (ROUSSY, etc., p. 987).

2° La phase tumorale locale commence par l'agencement syncytial des macronucléaires en plusieurs points d'une région déterminée : le sinus mésothoracique sous-alaire. Tout en correspondant à la multiplicité des morsures faites par l'ectoparasite, ceci est en accord avec le mode « multicentrique, au sens histologique du mot », du début du cancer, souligné par ROUSSY, etc. (p. 991), d'après les recherches de DEELMAN (1923) sur le cancer du goudron chez la souris.

3° La phase proliférante locale aboutit à l'édification d'une tumeur mésothoracique dorsale, en partie proéminente à l'extérieur et formant dans la cavité générale un système complexe de nappes syncytiales, qui ont une tendance à la différenciation adipeuse, plus accentuée chez *Heptagenia* que chez *Rhithrogena*. Le tissu adipeux étant la variété prédominante du conjonctif chez les Insectes, cette tumeur est en tous points comparable aux sarcomes ou néoplasmes des tissus conjonctifs (ROUSSY, etc., p. 988), que l'on oppose aux épithéliomas, seconde grande classe, renfermant les cancers épithéliaux des Vertébrés.

Il n'y a pas lieu de qualifier d'atypique (voir ROUSSY, etc., p. 988) la structure syncytiale de cette tumeur relativement à ses éléments matriciels, les macronucléaires libres du sang, que l'on retrouve d'ailleurs comme tels au cours de la phase généralisée. En effet, les macronucléaires ne font qu'extérioriser ici leur potentialité adipogène, et l'on possède chez les Insectes également d'autres indications sur l'existence d'un lien génétique entre leucocytes et tissu adipeux, avant et même pendant le développement postembryonnaire.

4° Cette tumeur sarcomateuse, née de la coalescence des premières ébauches syncytiales, présente un accroissement progressif et rapide, d'abord par expansion dans le sinus sous-alaire, ensuite par infiltration à travers les formations adipeuses préexistantes du mesonotum. Elle amène l'histolyse et l'atrophie des muscles alaires, dont elle prend la place. Elle n'a pas des limites définies. Ces caractères se rencontrent dans le développement des tumeurs malignes (ROUSSY, etc., p. 992). D'après les mêmes auteurs (p. 973), « la malignité d'une tumeur trouve son expression dans la prolifération rapide, envahissante et destructive. Les tumeurs malignes sont mal limitées et leurs éléments s'infiltrant au loin dans les tissus environnants ».

Par contre (p. 972) : « La bénignité d'une tumeur se traduit par sa tendance à se développer sur place, au point où elle est née, et par son accroissement particulièrement lent... Les tumeurs bénignes forment des masses circonscrites, bien limitées, souvent encapsulées et indépendantes des tissus voisins... Elles sont formées par des cellules identiques ou très semblables aux cellules normales du tissu dont elles dérivent, aussi leur structure se rapproche-t-elle de très près de celle d'un tissu normal. Le caractère anormal essentiel est donc l'excès tissulaire. »

5° Il s'établit, chez les Éphémères parasitées, un contact intime entre le syncytium tumoral et certaines nappes adipeuses mésothoraciques, lesquelles fonctionnent comme une charpente nourricière vis-à-vis des macronucléaires proliférants. C'est un rôle équivalent à celui du stroma ou tissu nourricier conjunctivo-vasculaire, accompagnant le parenchyme cancéreux et subissant de ce fait des altérations diverses (ROUSSY, etc., p. 989). Il n'en subsiste pas moins une différence biologique considérable entre le tissu néoplasique et le tissu adipeux chez les Éphémères à *Symbiocladius* : dans les cas où leur hémocoele est envahi par des Protistes déterminés, ceux-ci provoquent la fonte des formations adipeuses, mais ils sont incapables d'empêcher que la tumeur s'édifiât. Ce comportement discordant, indique l'autonomie de la réaction proliférante en question, par rapport au métabolisme général, autonomie qui est en même temps « un des caractères biologiques fondamentaux des tissus tumoraux » (ROUSSY, etc., p. 972).

6° Aux caractères de malignité déjà énumérés, vient s'ajouter celui de la généralisation du processus proliférant des macronucléaires. La naissance de la tumeur dans l'hémocoele aux dépens de leucocytes embryonnaires, ainsi que la condition lacunaire de toute la circulation de

retour, favorisent la propagation de bonne heure par voie sanguine des éléments néoplasiques à travers les espaces schizo-coelomiques du corps entier des Éphémères-hôtes. En comparaison de la phase tumorale locale qui la précède, la phase généralisée est morphologiquement simplifiée, car les macronucléaires demeurent libres pendant leur multiplication et s'accumulent en excès dans le sang. On retrouve durant cette phase, le rôle nourricier du tissu adipeux, qui paye de ses réserves les frais énergétiques de la prolifération généralisée. D'autre part, une fois que la tumeur s'est pleinement développée, la phase généralisée se produit même en l'absence de l'ectoparasite, ce qui démontre l'incurabilité de cette réaction, à partir d'un seuil donné.

« Un des phénomènes biologiques essentiels du processus cancéreux », c'est le développement des métastases, par « colonisation des cellules à distance, aboutissant à la production de foyers secondaires » (ROUSSY, etc., p. 996). Et d'après les mêmes auteurs (p. 989), « on peut constater une simplification structurale des cellules dans les zones de prolifération ainsi que dans les métastases ». Il y a parallélisme entre les métastases cancéreuses d'une part, et la généralisation du processus proliférant des macronucléaires d'autre part, bien que ces derniers au lieu de reproduire des syncytiums sarcomateux secondaires, réalisent un état leucémique du sang.

7^o Cette définition de la phase généralisée de la prolifération des macronucléaires se justifie pleinement, puisque dans l'Anatomie Pathologique, les leucémies sont le résultat d'une « suractivité des organes hémolymphopoïétiques » entraînant « l'immigration dans le sang de formes cellulaires très jeunes » qui par leur « augmentation numérique considérable » déterminent la « modification qualitative » de la formule sanguine dans le sens de « la production d'une seule lignée cellulaire, au détriment des autres » (ROUSSY, etc., I, p. 383, 389). Il va de soi, que dans l'interprétation de l'état leucémique des Éphémères, on doit tenir compte de leur plan d'organisation : lymphogenèse diffuse, principalement au niveau des nappes adipeuses; absence d'un appareil circulatoire clos.

Il est digne de relever, qu'en Pathologie, « entre les leucémies et les tumeurs, toutes les transitions s'observent ». Non seulement, « les phénomènes prolifératifs extrêmement prononcés » de la leucémie, avaient fait dire à BARD que « la leucémie est le cancer du sang » (*in* ROUSSY, etc., I, p. 390), mais en fait les leucémies apparaissent souvent liées aux sarcomes

des tissus hémolympopoïétiques (ROUSSY, etc., II, p. 1234). On connaît même des états morbides, appelés leucosarcomatoses (STERNBERG) « dans lesquels il existe à la fois : leucémie et leucosarcome » (ROUSSY, etc., I, p. 391). Dans la classification des tumeurs, c'est auprès des leucosarcomatoses, que l'on doit situer le processus proliférant des Éphémères parasitées, considéré dans ses deux phases.

8° Le déclin de la prolifération des macronucléaires et leur évolution en micronucléaires, après la nymphose de l'ectoparasite, arrivent seulement quand l'Éphémère, soustraite à l'action de ce dernier, subit un vieillissement tissulaire total du fait d'avoir atteint l'âge de sa propre métamorphose. Ce n'est pas là un phénomène insolite, contraire à la malignité, si l'on ne perd pas de vue les différences fondamentales qui séparent le mode de développement des Vertébrés de celui des Insectes, et surtout d'une Éphémère, dont la vie imaginaire est autophage et à échéance fixe. D'ailleurs, chez les Vertébrés, d'après LOCKHART-MUMMERY (1936, p. 48) « les tumeurs sont une maladie de croissance. Dans les tissus où la croissance est très active, les cas de tumeurs sont nombreux, dans ceux où elle est lente, les cas sont moins nombreux ; dans les tissus dépourvus de croissance, il n'y en a pas du tout ». C'est cette dernière condition qui, en se réalisant chez les Éphémères-hôtes par l'intervention de leur métamorphose, met le point final à la réaction néoplasique.

9° Après l'éclosion du Chironomide ectoparasite, les Éphémères-hôtes se trouvent à l'état de nymphes aquatiques profondément cachectiques, qui meurent sans avoir pu se métamorphoser. Faut-il y voir le retentissement du processus néoplasique sur le développement de ces Éphémères ? Très vraisemblablement, car on ne peut pas incriminer la spoliation par l'ectoparasite, celle-ci ayant un effet secondaire, puisqu'elle ne s'exerce qu'aux dépens des produits de la réaction proliférante elle-même (voir p. 235).

Les Éphémères parasitées ne vivent pas moins que leurs congénères normaux (voir p. 135), mais le processus néoplasique leur crée un déséquilibre tissulaire et métabolique progressif, qui fait qu'elles arrivent au terme de leur évolution, sans avoir pu réaliser la morphogenèse correspondante. On assiste donc à une dysharmonie dans le développement, aboutissant à la suppression de la métamorphose, ce qui fait éliminer de la reproduction un pourcentage considérable d'Éphémères, correspondant au pourcentage de l'infection par *Symbiocladius* (voir p. 76). C'est là encore un effet malin de la néoplasie des Éphémères, car elle

empêche celles-ci de devenir adultes et par là, elle porte atteinte à la conservation de l'espèce.

III. — CARACTÈRES « SUI GENERIS » DU PROCESSUS NÉOPLASIQUE DES ÉPHÉMÈRES PARASITÉES

Après avoir indiqué les principales affinités de la réaction proliférante des Éphémères, considérée en elle-même, avec les propriétés générales des processus néoplasiques connus dans l'Anatomie Pathologique, essayons de faire ressortir le rôle de cette réaction dans la biologie du cas de parasitisme, auquel elle est liée.

a) *Action pathogène de l'ectoparasite.* — Tout d'abord, c'est la larve ectoparasite de *Symbiocladius*, qui est la cause déterminante du processus proliférant, dont les différentes phases se déroulent obligatoirement dans l'hémocoèle des Éphémères-hôtes, de pair avec le développement larvaire du Chironomide. La même espèce ectoparasite, *S. rhithrogenae*, est capable d'induire le processus néoplasique chez les représentants de trois espèces d'Éphémères se répartissant dans autant de genres différents, à savoir : *Heptagenia lateralis*, *Rhithrogena semicolorata*, *Ecdyonurus fluminum*. L'emplacement de la tumeur est fonction de la localisation de la larve ectoparasite : généralement, il se forme une tumeur mésothoracique dorsale, parce que *Symbiocladius* s'établit sous les fourreaux alaires supérieurs; très exceptionnellement, la tumeur peut être cervicale, corrélativement à l'installation atypique du Chironomide (p. 92). C'est en vertu de l'alternance quasi-régulière des morsures de l'ectoparasite sur les côtés droit et gauche de la zone nourricière, que la tumeur se développe symétriquement dans l'hémocoèle thoracique des hôtes. En somme, bien que la tumeur s'étende finalement au delà de l'atteinte directe de *Symbiocladius*, et que la prolifération généralisée puisse s'accomplir après l'enlèvement de celui-ci, le processus néoplasique ne présente pas moins un caractère nettement réactionnel envers le Chironomide.

Comme ce processus proliférant est sans équivalent chez les Insectes, tout porte à croire qu'il est provoqué par une action parasitaire spécifique, s'ajoutant à l'action traumatique pure et simple des morsures. Ainsi, l'action traumatique produirait dans la paroi du sinus nourricier les lésions inflammatoires banales, qui serviraient de porte d'entrée à l'action spécifique et de sortie aux prélèvements nutritifs de l'ecto-

parasite. Que peut-on penser du mécanisme de l'action spécifique de *Symbiocladius*, d'après les faits acquis jusqu'à présent ?

1° Le processus proliférant des Éphémères, ne saurait résulter d'une inflammation chronique, vu qu'il ne comporte pas de période latente, les ébauches néoplasiques initiales suivant de très près les premières plaies dues aux morsures du Chironomide. Ultérieurement, ces deux ordres de phénomènes réactionnels évoluent parallèlement, bien que selon une importance inégale.

2° L'ectoparasite ne semble point agir par l'inoculation, ni d'un microbe, ni d'un virus cytotrope, à travers la zone nourricière. En effet, d'une part, la cavité générale des hôtes apparaît sur coupes, exempte d'infections bactériennes. D'autre part, dans les maladies à ultravirus chez les Insectes, PAILLOT (1933, p. 85; 1936) décrit des amas parasitaires histologiquement visibles, s'accompagnant d'altérations nucléaires caractéristiques du tissu adipeux, des leucocytes et de l'hypoderme, aspects dont il n'est pas trace sur les préparations d'Éphémères pourvues de *Symbiocladius*.

3° Une influence par émission de radiations vitales de l'ordre de celles que GURWITSCH a appelées mitogénétiques, est peu probable, en raison des plaies dues aux morsures de l'ectoparasite, qui plaident pour une action par contact matériel.

4° C'est pourquoi, il est à rechercher si la larve de *Symbiocladius*, en mordant la paroi du sinus sous-alaire, n'y verse pas en même temps un produit de sécrétion, lequel en diffusant dans l'hémocoèle de l'Éphémère, stimulerait la prolifération des macronucléaires. Est-ce en rapport avec une telle activité sécrétoire, que les glandes salivaires offrent dès le 1^{er} stade larvaire un développement considérable (voir p. 56), ou bien cette dernière condition favorise-t-elle simplement la sécrétion soyeuse, servant à la fixation de l'ectoparasite ?

b) *Rôle nourricier de la réaction néoplasique.* — D'un autre côté, au fur et à mesure que la réaction néoplasique se développe, la larve de *Symbiocladius* en profite, pour se nourrir d'une quantité de plus en plus grande de macronucléaires puisés de l'hémocoèle de l'hôte. Ceci résulte incontestablement de l'examen histologique du contenu intestinal de l'ectoparasite à tous ses stades larvaires. A l'égard du Chironomide, la tumeur mésothoracique fonctionne comme un véritable générateur de leucocytes, dont l'activité déborde progressivement la zone nourricière sous-alaire pour aboutir à un état généralisé, leucémique, faisant aug-

menter la valeur nutritive de tout le sang de l'Éphémère. Voilà qui explique l'étroit parallélisme entre le développement larvaire de l'ectoparasite et les phases du processus proliférant de l'hôte.

Mais, comme le processus néoplasique dépend d'autre part, de l'évolution nymphale de l'Éphémère, c'est toujours là l'origine des remarquables corrélations, qui règlent le développement du *Symbiocladius* sur celui de son hôte (voir p. 129). Autrement dit, si l'ectoparasite ne passe rapidement au II^e stade larvaire que sur des Éphémères à partir d'une taille de 4,5-5 mm., c'est parce que cette taille permet également le développement rapide de la tumeur mésothoracique dans le sinus nourricier. Et si ensuite, le IV^e stade larvaire et la métamorphose du Chironomide se superposent constamment à l'ultième stade nymphal de l'hôte, c'est du fait que la phase leucémique, dont j'ai démontré le rôle nourricier pour l'ectoparasite, ne s'accomplit, elle aussi, que pendant ce stade de l'Éphémère. Il n'y a que l'*Ecdyonurus fluminum*, espèce-hôte nettement plus grande que les deux autres, qui semble désobéir à cette dernière corrélation, dans le sens que chez elle, la phase leucémique et la nymphose du *Symbiocladius* peuvent avoir lieu avant l'ultième stade nymphal; mais il suffit de dire que l'*Ecdyonurus* n'est qu'un hôte accidentel (voir p. 74).

On a vu que le processus proliférant utilise principalement les réserves du tissu adipeux. Or, la fonction élaboratrice de ce dernier suit normalement le cycle suivant : abondance de sphérules graisseuses à partir d'une taille de 4-5 mm. de l'Éphémère; plénitude maximum à la veille de l'ultième stade nymphal; épuisement en faveur de la métamorphose pendant le dernier stade nymphal lui-même. L'importance des réserves mobilisées au cours de l'ultième stade nymphal en vue de la métamorphose, est telle que dans certains cas de contamination tardive par *Symbiocladius*, ce stade permet à lui seul le développement complet de l'ectoparasite, corrélativement à la réalisation des deux phases proliférantes (voir p. 148). C'est donc la fonction trophique du tissu adipeux, qui fait calquer la réaction néoplasique sur l'évolution nymphale de l'Éphémère et commande par là toute la série de corrélations relevées.

D'après PANTEL (1913, p. 115), les larves des Diptères entomobies présentent ordinairement un régime hémotrophage¹, qui « se complique d'une période finale de sarcophagie violente, durant laquelle

1. Confirmé par BOESE (1936) chez différents parasites entomophages.

l'hôte est rongé tout vivant ». Par contre, à la faveur de la réaction néoplasique, *Symbiocladius* réussit à vider son Éphémère, tout en conservant jusqu'à la fin un régime alimentaire strictement hémophage. L'exclusivité de son régime aux dépens des macronucléaires néoplasiques, fait comprendre : 1^o l'attente assez longue des larves au I^{er} stade, qui se trouvent sur des hôtes trop jeunes (moins de 4-5 mm. de taille) pour produire une réaction proliférante suffisante; 2^o l'exiguïté des lésions directes, qui limitées à des blessures microscopiques du bourrelet sous-alaire, laissent l'Éphémère extérieurement intacte, après l'éclosion du Chironomide adulte. Il est ainsi évident que l'action nocive de cet ectoparasite se manifeste par l'intermédiaire du processus néoplasique, et que son action spoliatrice ne porte que sur l'excès cellulaire qui en résulte.

Même circonscrite ainsi, la spoliation est faible jusqu'au IV^e stade larvaire de *Symbiocladius*, car sa zone nourricière présente un accroissement tissulaire — c'est la tumeur — au lieu d'une déficience. La spoliation ne devient considérable qu'ultérieurement, au fur et à mesure de l'état leucémique du sang. Mais ce qui influe sur le développement de l'hôte, et lui empêche finalement la métamorphose, c'est moins le fait de la spoliation, que le déséquilibre organique représenté par le processus néoplasique lui-même. Exemple, l'incapacité à la métamorphose des Éphémères qui, étant privées de leur ectoparasite, gardent leur sang leucémique. Par conséquent, c'est le bouleversement provoqué par le processus néoplasique, qui est le principal facteur des effets de réduction concernant la taille, les fourreaux alaires, les ébauches copulatrices mâles et les gonades des deux sexes, chez les nymphes-hôtes (voir chap. V). Et le fait que l'intensité de l'atrophie de ces caractères est liée à la précocité de la contamination, montre bien que le processus néoplasique retentit de bonne heure sur l'état général de l'organisme hospitalier.

En définitive, la larve ectoparasite de *Symbiocladius*, de par son action spécifique, détermine un enrichissement progressif en éléments néoplasiques du sang de l'Éphémère, qui lui offre ainsi une nourriture de plus en plus substantielle. Il y a là une accommodation parfaite entre le régime hémophage du Chironomide et le mode réactionnel de son hôte, et qui permet de coordonner la plupart des résultats caractéristiques de l'étude biologique de ce cas de parasitisme, lequel s'avère d'une extrême spécialisation, en dépit de son apparence première.

CHAPITRE VIII

DISCUSSION GÉNÉRALE

La réaction proliférante de l'hémocoèle des Éphémères porteuses de *Symbiocladius*, pose nettement le problème d'une néoplasie maligne chez un Insecte, sous l'action et en rapport avec la nutrition d'un ectoparasite. En partant de ce résultat fondamental de l'étude du présent cas de parasitisme, je vais examiner la valeur des faits d'ordre néoplasique actuellement connus chez les Insectes et chez les autres Invertébrés.

§ 1. — Les tumeurs héréditaires de la *Drosophile*

I. — EXPOSÉ

Les tumeurs décrites aux États-Unis, au cours des célèbres recherches sur l'hérédité chez la mouche du vinaigre, *Drosophila melanogaster*, méritent d'être considérées en première ligne, car elles passent pour un exemple classique de néoplasie héréditaire, cité dans les ouvrages de Génétique, aussi bien que dans les traités du Cancer. La *Drosophile* offre deux tumeurs différentes : l'une est liée au facteur létal 7 découvert par BRIDGES (1916); l'autre, de nature bénigne, est apparue par mutation dans le lot précédent. C'est à Miss STARK, que l'on doit l'étude approfondie de ces tumeurs, qui se présentent comme des « accroissements cellulaires excessifs et anormaux », chargés de pigment noir.

a) *La tumeur létale* (STARK 1918, 1919 a, 1928, 1933). — On ne la trouve que chez les larves, où elle affecte soit les disques imaginaux de la région thoracique dorsale et de l'extrémité postérieure abdominale, soit différents organes, tels le ganglion proventriculaire, les glandes salivaires, le proventricule, l'intestin moyen; plus rarement le ganglion œsophagien et l'œsophage. Elle s'y développe aux dépens d'amas de « cellules embryonnaires », normalement destinées à l'édification des organes imaginaux pendant la métamorphose. D'une structure « épithéliale », la tumeur comprend des cellules centrales polyédriques qui prolifèrent rapidement, entourées d'une capsule lamelleuse pigmentée, formée d'éléments aplatis, auxquels peuvent s'ajouter des cellules venant de l'extérieur (fig. xxxiv). A l'origine de la tumeur, on découvre une production anormale de mélanine, dont il existe ordinairement des granulations dans les cellules ganglionnaires, qui envoient des fibres aux amas embryonnaires. L'excès de mélanine, probablement dû à un métabolisme défectueux, serait le stimulant chimique de la prolifération tumorale. La mélanine s'accumule dans la tumeur et

dans d'autres organes, exemple les glandes salivaires. Parmi les larves atteintes de la tumeur, certaines présentaient une zone mélanique régulière dans l'hypoderme ventral du dernier segment abdominal, mais cette mutation n'a pu être isolée.

Les tumeurs se forment dans n'importe quel segment du corps, plus souvent dans le 12^e et le 6^e. En vieillissant, elles sont déplacées sous l'influence des mouvements de la larve. Un même individu peut renfermer jusqu'à 16 tumeurs ; plus celles-ci sont nombreuses, plus elles sont réduites, ayant une forme et une structure généralement constantes. Quand une grande tumeur s'accompagne d'autres très petites, ces dernières seraient des métastases, provenant des parcelles détachées accidentellement et portées à distance par la circulation. D'autre part, la tumeur peut se propager par infiltration dans les cordons adipeux (1928).

Les tumeurs apparaissent du 1^{er} au 3^e jour de la vie larvaire et noircissent dans les 24 à 36 heures qui suivent. Les larves qui en sont atteintes, fuient la nourriture, réduisent de plus en plus leurs mouvements et meurent généralement avant la métamorphose.

Leur mort est consécutive à la maturation, c'est-à-dire au noircissement maximum de la tumeur. Elle ne dépend ni de la grosseur, ni du nombre des tumeurs, dont la plus petite, étant contenue dans une larve très grande, ne lui est pas moins mortelle.

L'extirpation chirurgicale des tumeurs fut réalisée chez 1.600 larves et parallèlement, une petite incision en boutonnière fut pratiquée dans le tégument de 1.400 témoins normaux. Dans les deux cas, seulement 5 p. 100 des individus survécurent à l'opération, mais alors que les témoins ont donné des mouches adultes, les autres bien que privés de leurs tumeurs, sont morts 15 à 24 heures après, sans se métamorphoser. Ensuite, 1.400 tumeurs furent implantées à des larves saines et pour contrôle, des particules stériles de charbon furent introduites dans des larves normales. Sur 5 p. 100 des survivants, il n'y a que ceux pourvus de fragments de charbon, qui purent effectuer leur métamorphose. Un broyage aseptique de substance tumorale dans la solution de Locke, étant injecté à l'aide d'une pipette capillaire à 100 larves indemnes, seulement 40 d'entre elles résistèrent à l'opération, mais qui sont

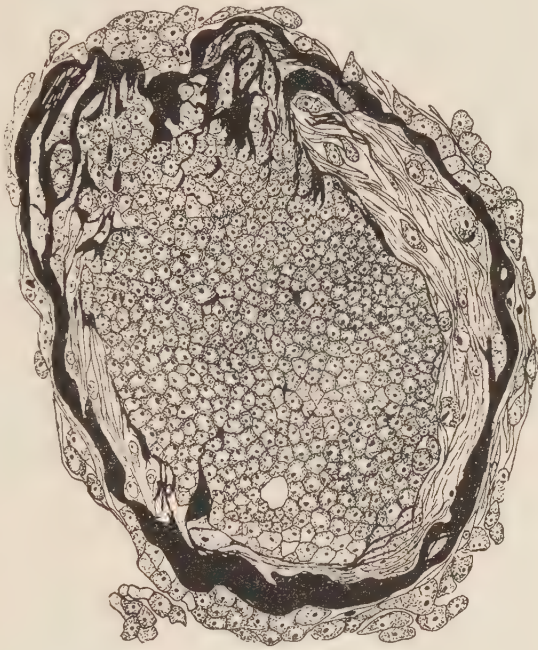


FIG. XXXIV. *Drosophila melanogaster*, tumeur formée dans l'extrémité postérieure de la larve. (D'après Miss STARK, 1918, p. 298.) Comparer aux nodules leucocytaires des Éphémères-hôtes, fig. 57, pl. VI.

mortes 12 heures après, sans avoir toutefois reproduit la tumeur. D'autre part, 40 à 50 p. 100 des larves saines, simplement percées à la pipette ou ayant reçu une injection de Locke pure, ne tardèrent pas à achever leur développement. L'auteur conclut à un effet toxique de la tumeur elle-même ou du liquide cavitairé des larves tumorales.

Sur 60 mouches, injectées avec une suspension stérile de cellules tumorales, 2 parmi les 6 survivantes, formèrent une tumeur mélanique à l'endroit piqué. L'expérience répétée sur 182 mouches élevées aseptiquement, eut pour résultat une mortalité de 161 sujets pendant les quatre premiers jours; les 21 restants moururent une semaine après, bien que chez 3 seulement il s'était produit une tumeur. Les larves de *Tenebrio* supportent mieux l'injection d'une suspension tumorale, et 2 sur 40 développèrent une tumeur. Mais il est à relever, que l'injection d'une suspension de cellules saines de *Drosophila* ou d'une culture de *B. subtilis*, peut faire apparaître les mêmes « accroissements anormaux ».

De jeunes tumeurs extirpées et mises en goutte pendante dans le liquide de Locke, auraient noirci et augmenté de volume au bout de quelques jours. Cependant, les rayons X n'influent pas sur l'apparition des tumeurs, même après l'irradiation des larves appartenant à trois générations successives. D'autre part, ces tumeurs n'ont pas une origine infectieuse, car elles ne donnent d'ensemencement positif sur aucun milieu de culture, et leur fréquence ne change pas dans l'élevage aseptique de plusieurs générations. Les œufs sont exempts de tout germe infectieux interne, demeurant sans effet sur les larves normales auxquelles on les fait ingérer.

Le déterminisme héréditaire des tumeurs en question, est parfaitement établi. Elles n'intéressent que la moitié des larves mâles, qui meurent avant la métamorphose et par conséquent ne se reproduisent pas. Sans apparaître chez les femelles-sœurs, elles ne sont pas moins transmises par une moitié de ces mouches (que l'on peut d'ailleurs reconnaître d'après des caractères provenant de croisements déterminés), à la moitié de leur descendance mâle. Ces tumeurs se transmettent suivant le même mécanisme mendélien que le facteur récessif létal 7, lié au sexe mâle et situé sur l'un des hétérochromosomes X, au locus 0,1, entre les gènes « yellow » et « eosin ». Pour ces raisons, Miss STARK admet que le létal 7 agit par l'intermédiaire des tumeurs, qui tuent la moitié des *Drosophiles* mâles à l'état de larves.

Toutefois, MORGAN, BRIDGES et STURTEVANT (1925, p. 64), examinant ultérieurement le stock porteur du létal 7, constatent l'effet de la létalité, se traduisant par l'absence d'une moitié de mâles adultes, sans plus observer des larves pourvues de tumeurs. Celles-ci, ils les peuvent faire réapparaître, en croisant les femelles hétérozygotes pour le létal 7 avec des mâles d'autres stocks. Les auteurs sont amenés à conclure (p. 65) que des facteurs modificateurs sont secondairement apparus, qui en conjonction avec le létal 7, peuvent tuer les larves dans l'œuf ou peu après l'éclosion, en dehors de la production d'une tumeur visible.

b) *La tumeur bénigne* (STARK 1919 b, c, 1933; STARK et BRIDGES 1926). — Cette tumeur est le résultat d'une mutation dans la lignée du létal 7. Elle apparaît chez les

larves des deux sexes et comme elle n'est pas mortelle, on la retrouve chez les mouches adultes. Par des croisements sélectionnés à travers plusieurs générations, Miss STARK a obtenu une descendance formée exclusivement d'individus tumoraux. L'analyse génétique montre que cette tumeur dépend de plusieurs facteurs, dont le plus efficace est un récessif situé sur le 3^e chromosome, près de « *dichaete* »; les autres, d'une importance décroissante, sont localisés sur les chromosomes de la 2^e, 1^{re} et 4^e paires.

Chez la larve, ce sont les 12^e et le 13^e segments du corps, qui renferment le plus souvent 1 jusqu'à 3 tumeurs, lesquelles sont parfois accompagnées de très petits nodules, regardés comme des métastases. Il s'en forme également pendant la métamorphose, aux dépens des disques imaginaux de l'une des ailes ou de la 1^{re} paire de pattes, en sorte que la mouche adulte présente une tumeur à la place de l'appendice absent. En outre, les adultes peuvent avoir des tumeurs dans la tête, le thorax et l'abdomen. Les tumeurs se composent de cellules rondes ou polygonales, dérivant de l'hypoderme ou des organes segmentaires qui flanquent le vaisseau dorsal (1933). Ces cellules, infiltrées de pigment mélanique, s'aplatissent à la périphérie de la tumeur, qui prend ainsi un aspect encapsulé et complètement noir à sa maturité.

Implantées à des larves normales, ces tumeurs n'en gênent pas la métamorphose. Les larves qui, ayant subi l'extirpation de la tumeur, se remettent de l'opération, se transforment en adultes indemnes, dont la descendance reproduit toutefois les tumeurs en question, ce qui corrobore leur nature germinale.

II. — CRITIQUE

C'est à tort que les productions mélaniques héréditaires de la *Drosophila*, ont été interprétées comme des tumeurs, car d'après les figures mêmes de Miss STARK, elles possèdent de toute évidence, une structure de nodules leucocytaires (voir p. 197). Ceux-ci résultent d'un état associé des leucocytes qui se sont accumulés ici, très probablement autour de diverses portions tissulaires en dégénérescence (fig. xxxiv).

Chez les larves de la lignée létale, la dégénérescence semble frapper les disques imaginaux ainsi que certaines régions de la chaîne ganglionnaire et de l'intestin avec ses annexes. C'est ce qui explique la présence simultanée de plusieurs tumeurs, leur répartition variable dans le corps et leur naissance à partir de tissus différents. Elles ne croissent pas par prolifération des cellules centrales, qui appartiennent au foyer dégénérescent, mais au contraire, par apport exogène de leucocytes du sang. Ces derniers en s'associant et en s'étirant, forment une enveloppe périphérique fibrillaire, d'où l'aspect encapsulé de ces tumeurs et leur mobilité dans l'organisme. Les irrégularités mitotiques signalées (1919, p. 521) intéressent sans doute les éléments d'un disque imaginal en train de dégénérer, où il n'est pas étonnant d'en avoir trouvé. En tenant pour

démontrée la production de « métastases » par dislocation d'une tumeur première, cela ne change rien à la nature intime du processus; la preuve, c'est que même la tumeur bénigne peut présenter des métastases.

Il résulte clairement de la partie expérimentale des recherches de Miss STARK, que ce n'est pas l'extension du processus « tumoral » qui tue les larves de la lignée létale. Ainsi, celles qui résistent à l'extirpation de leur tumeur, meurent tout en ne la reproduisant pas. Les tumeurs implantées à des larves normales, les font mourir sans qu'elles y aient proliféré. Les larves saines ayant reçu une injection de cellules tumorales, meurent sans avoir formé des tumeurs visibles. Et il est évident que les tumeurs obtenues par les mêmes injections chez les *Drosophiles* adultes ou les larves de *Tenebrio*, relèvent de procédés inflammatoires classiques, où peu importe la nature du matériel introduit.

La mélanine, qui imprègne les tumeurs de la *Drosophile*, se forme communément pendant la phagocytose, et au niveau des nodules leucocytaires chez les Insectes. D'après HOLLANDE (1920 *a*), les phagocytes des Insectes dont le sang noircit à l'air, possèdent des ferments oxydants qui agissent sur le chromogène sanguin, en produisant de la mélanine, quelle que soit la nature du corps phagocyté. POISSON (1928, fig. III, p. 134) décrit des nodules leucocytaires fortement mélaniques autour des amas de *Nosema nepae*, Microsporidie parasite du tissu adipeux de la Nèpe cendrée. ECKSTEIN (1930) trouve dans les larves de *Lyda stellata*, des capsules réactionnelles excessivement riches en mélanine, ayant comme centre le cadavre d'un Tachinaire. Qui plus est, RIES (1932) obtient des effets analogues de mélanisation, par suite de l'implantation des tissus de divers Insectes, dans les larves de *Tenebrio* et d'*Ephestia*. D'après lui, la formation de la mélanine a pour objet la neutralisation des substances toxiques, issues de la dégénérescence des parasites ou des implantats.

Mais chez les *Drosophiles* létales, la production excessive de mélanine semble résulter d'un métabolisme défectueux (*cf.* STARK 1919 *a*), qui se manifeste avant même que les conditions générales indiquées ci-dessus, soient entrées en jeu¹. En outre, il est à vérifier si l'excès de mélanine ne s'accompagne pas de lésions tissulaires dégénératives, lesquelles seraient justement à l'origine des nodules leucocytaires pris pour des tumeurs. Et ces dernières, en raison des mêmes troubles métaboliques, sont plus riche-

1. DINULESCO (1932, p. 108) ayant dosé la tyrosine et la tyrosinase au cours du développement de *Gastrophilus*, les trouve en quantité maximum durant le dernier stade larvaire, mais il ajoute que *in vivo* les choses se passent, comme s'il y avait un facteur s'opposant à la formation de la mélanine avant la nymphose. Voici, peut-être, une indication à suivre pour expliquer les troubles mélaniques des *Drosophiles* létales.

ment pigmentées que les nodules généralement connus chez les Insectes. Ceci rendrait compréhensible la conclusion de Miss STARK (1919 *a*) selon qui, « le développement de la tumeur est déclenché par une excessive production de mélanine ».

D'autre part, il convient de rappeler ici, que des productions inflammatoires, équivalentes aux nodules leucocytaires et pouvant atteindre des proportions notables, furent décrites également à titre de tumeurs par THOMAS (1930 *a*) chez un Polychète, à la suite de la dégénérescence des propres oocytes et soies de ce dernier (voir p. 251). Ce qui singularise le cas de la *Drosophile*, c'est que chez elle la dégénérescence tissulaire est déterminée génétiquement, d'où l'apparition héréditaire de nodules mélaniques, formés au niveau des lésions. D'ailleurs, l'action du gène létal 7 peut s'exercer par des altérations organiques, qui n'amènent pas nécessairement la formation des tumeurs (*cf.* MORGAN, *etc.*, 1925). Inversement, dans la mutation tumorale bénigne, les mêmes structures apparaissent chez les deux sexes et sont compatibles avec la métamorphose.

En résumé, les deux tumeurs héréditaires de la *Drosophile* ne représentent que des structures inflammatoires, bien connues chez les Insectes sous le nom de nodules leucocytaires, et comparables de ce fait non pas aux néoplasies, mais¹ seulement aux granulomes des Vertébrés. L'infection étant exclue, tout porte à croire qu'elles sont liées à des lésions tissulaires s'accompagnant d'une surproduction de mélanine, lésions qui relèvent de la constitution génétique des lignées considérées. Ainsi, les soi-disant tumeurs apparaissent uniquement comme un indicateur de la présence des gènes (*cf.* MORGAN, *etc.*, 1925), dont le mécanisme d'action sur le développement des *Drosophiles* est à élucider par des recherches à venir.

III. APPENDICE

WILSON (1924) étudie des tumeurs héréditaires apparues dans deux lignées de *Drosophiles*, différentes entre elles et de celles de Miss STARKE. La tumeur n° 1 est d'une fréquence de 20 p. 100 chez les larves et de 14 p. 100 chez les imagos, alors que pratiquement tous les individus portent des tumeurs dans la lignée n° 2. Elaborant du pigment noir au cours de leur évolution, ces tumeurs se forment généralement dans la moitié postérieure du corps, vers la fin de la vie larvaire. Elles passent chez les imagos, non sans provoquer une mortalité appréciable lors de la nymphose ou de l'éclosion imaginale. Elles sont nombreuses et de toutes les tailles dans la lignée n° 1; grandes et pas plus de 3-4 dans la lignée n° 2. Se trouvant dans la cavité générale, les tumeurs sont en connexion avec l'hypoderme ou le tissu nerveux (n° 1), soit loca-

lisées dans les replis de l'intestin (n° 2); elles dériveraient des histoblastes imaginaires. Cependant, elles sont fortement atteintes par l'histolyse pendant la métamorphose, et l'accumulation du pigment noir rend méconnaissable leur structure cellulaire chez l'imago. Ces tumeurs dépendent de facteurs héréditaires multiples et sont récessives, quand on croise les deux lignées entre elles ou avec autres stocks. D'autre part, dans le cas de la tumeur n° 1, le pourcentage des individus tumoraux varie inversement au nombre total d'individus placés dans chaque flacon d'élevage; le développement optimum des tumeurs s'observe dans un milieu nutritif abondant, mais corrompu par les moisissures.

Les remarques critiques que je viens d'apporter aux travaux de Miss STARK, s'appliquent également ici. Ces tumeurs ne sont que des nodules leucocytaires, formant une épaisse enveloppe autour de certaines portions tissulaires des *Drosophiles* en question (WILSON, fig. 1). Leur structure, comportant des cellules fusiformes entremêlées de fibrilles et reliées par des transitions graduelles à des éléments libres de l'hémocœle (WILSON, p. 348), correspond parfaitement à l'état allotropique associé des amibocytes d'Insectes. Par ailleurs, CHEN (1934) rapporte la désintégration pendant la métamorphose, des nodules leucocytaires pourvus de mélanine, constitués chez *Ctenocephalides felis* autour des cysticercoïdes de *Dipilydium caninum*.

Plus récemment, JONES (1936) reprenant l'analyse génétique des mutations tumorales étudiées par Miss STARK, conclut que la croissance atypique résulte de la perte au cours du développement, par certaines cellules, des gènes réglant leur croissance normale. J'insiste sur ce que chez la *Drosophile*, les conditions factorielles ne déterminent nullement la prolifération néoplasique d'une lignée cellulaire, mais seulement des lésions tissulaires, dont il incombe aux auteurs de préciser la nature, et qui appellent un afflux de leucocytes, aboutissant à la formation de nodules leucocytaires (granulomes)¹.

FEDERLEY (1936) fait connaître chez les Lépidoptères des tumeurs relevant d'un déterminisme héréditaire très particulier. Dans un élevage de *Pygaera pigra* (*Noto-dontidae*), provenant d'un croisement entre une ♀ allemande et un ♂ finlandais, il n'obtint que des chrysalides femelles, tous les mâles étant morts dans l'œuf ou à l'état de chenilles. En croisant ces femelles avec des mâles allemands de *P. pigra* et *P. curtula*, leur descendance n'est, à son tour, formée que de chrysalides femelles, à l'exclusion complète des mâles, morts au stade de chenilles, atteintes de tumeurs. Les femelles, tout en étant indemnes, portent donc le facteur tumoral, qu'elles transmettent à leur progéniture mâle, qui est entièrement éliminée de la reproduction.

1. N'ayant pu l'avoir, je ne fais que citer le travail de MÜLLER (1937) sur l'hérédité des tumeurs de *Drosophila melanogaster*.

Vu la hétérogamétie femelle des Papillons, cette modalité héréditaire ne peut s'expliquer que par la mutation d'un gène situé sur les deux chromosomes YY des trois noyaux polaires, qui normalement demeurent dans l'œuf et présentent une tendance à la division. Ce gène récessif ne manifesterait qu'en présence d'un seul X (noyaux polaires des œufs mâles) son action se traduisant par un rythme rapide des mitoses des éléments polaires, dont les descendants se répartiraient pendant l'embryogenèse, dans différents tissus et organes. Cette origine des cellules tumorales expliquerait la diversité des tumeurs en question, qui peuvent affecter toutes les parties du corps, sauf celles de nature endodermique. Le type tumoral le plus fréquent est celui d'amas libres dans l'hémolymph, formés de cellules « mésenchymateuses », globulaires ou polyédriques, présentant de nombreuses mitoses, régulières ou multipolaires. L'intestin postérieur offre une tumeur composée d'éléments aplatis, disposés concentriquement autour d'un centre nécrotique. Un des follicules testiculaires peut être remplacé par une tumeur. Les ganglions nerveux, déformés et déplacés, montrent des cellules géantes ou fortement vacuolisées. Des éléments vacuolaires se rencontrent également dans les tumeurs de l'intestin antérieur et postérieur. Enfin, les tumeurs affectent : l'hypoderme et ses glandes, les parois du vaisseau dorsal et des trachées, le tissu musculaire.

Il me semble que des doutes sérieux peuvent être formulés contre la nature « cancéreuse » de ces lésions. Les altérations vacuolaires des éléments de l'intestin antérieur et postérieur et des ganglions nerveux, ne suffisent pas pour justifier une interprétation néoplasique. La tumeur à structure épithélioïde concentrique de l'intestin postérieur, correspond très probablement à un nodule leucocytaire, analogue à ceux de la *Drosophila*. Reste le cas le plus répandu de tumeurs mésenchymateuses libres dans l'hémocoel, lesquelles sont vraisemblablement des nappes adipeuses dégénérantes, dont les mitoses se ramèneraient alors aux phénomènes prolifératifs observés dans le tissu adipeux des chenilles normales : foyers métamériques de prolifération mixte adipo-leucocytaire et multiplication cinétique périodique des noyaux adipeux à la veille des mues (voir p. 223). En conclusion, le croisement réalisé par FEDERLEY chez *P. pigra*, amènerait une combinaison dysharmonique de gènes, impossible à compenser dans le sexe mâle, où toutes les chenilles meurent de lésions tissulaires diverses, dont il est peu probable que les mieux caractérisées soient de nature néoplasique maligne.

§ 2. — Aperçu critique sur les néoplasies des Invertébrés

Bien que la question ait déjà fait l'objet d'une mise au point de THOMAS (1932 b) et d'une liste bibliographique de I. et M. SZABO (1934),

je crois utile du point de vue documentaire et de l'interprétation, de la reprendre ici. Je vais notamment envisager les réactions tumorales décrites chez les Insectes, les Mollusques, les Géphyriens et les Polychètes. Pour être complet, je signale un travail de METCALF (1928), où des anomalies nucléaires des Opalinides sont rapprochées des mitoses atypiques des néoplasmes des Mammifères, sous le titre bien risqué de « Cancer? dans certains Protozoaires ». TCHAKHOTINE (1938) en traitant les blastulas de plusieurs Echinides avec le monobromo- et le monoiodoacétate de Sodium en solution de m/1.000-m/20.000 dans l'eau de mer, détermine une prolifération excessive des cellules mésenchymateuses dans la cavité blastocœlienne, qu'elles arrivent à combler, amenant la mort de la larve par dislocation de l'ectoderme. Les substances employées ayant la propriété d'inhiber la glycolyse sans toucher à la respiration, l'auteur conclut à une déviation de la morphogenèse par la prolifération atypique d'une seule lignée cellulaire, comme dans les néoformations malignes.

I. — INSECTES¹

Outre les tumeurs de la Drosophile et d'un Papillon, discutées précédemment (p. 238), on a décrit chez les Insectes des poussées mitotiques du tissu adipeux sous l'influence de parasites appartenant à trois groupes : larves de Diptères, Microsporidies et Ultravirus.

DE SINÉTY (1901, p. 177) trouve d'abondantes caryocinèses dans le tissu adipeux d'une femelle adulte d'un Phasme, *Leptynia attenuata*, hébergeant plusieurs larves de *Thrixion halidayanum*. Or, à l'état normal, ce n'est que chez les larves que les noyaux adipeux se divisent par mitoses, qui présentent d'ailleurs un nombre de chromosomes supérieur à celui diploïde. PANTEL (1913, p. 119, fig. 102) confirme l'observation, en l'interprétant comme un « arrêt du corps adipeux à un stade inférieur de l'ontogenèse » sous l'action du Tachinaire. Plus explicitement, « chez l'imago parasitée, les cellules adipeuses ont conservé les caractères et la manière d'agir des cellules adipeuses de larves, se mettant ainsi en retard sur le stade actuel de l'ontogenèse générale ». Il y aurait là une dysharmonie

1. Dans un groupe voisin, les Crustacés, FISCHER (1928) établit une comparaison entre la réaction tissulaire du Crabe (*Carcinus maenas*) envers certaines racines de la Sacculine (*S. carcini*) et les poussées par lesquelles le tissu conjonctif normal tend à limiter la croissance des tumeurs épithéliales à évolution lente chez les Mammifères. Il y a des chances pour que « la trame conjonctivoïde » du Crabe corresponde à un granulome, né de l'association des leucocytes autour des racines dégénérantes.

dans le développement, terme qui me semble plus approprié que celui de « néoténie parasitaire » employé par l'auteur.

D'après PANTEL (1910, p. 142), les « gaines cutanées » développées autour de divers Diptères fixés contre un « soupirail » dans le corps des larves de Lépidoptères, proviendraient d'une « pullulation désordonnée » des cellules épithéliales qui subissent une modification graduelle « en éléments d'apparence conjonctivoïde ». Et « si on voulait chercher un analogue dans l'anatomo-pathologie des Vertébrés, c'est d'épithélioma qu'il faudrait parler ». Mais il ne tarde pas à ajouter (p. 148) que « l'origine de la couche conjonctivoïde demeure le plus souvent obscure, sans qu'on puisse décider s'il faut la considérer comme une formation néoplasique et épithéliale, ou comme un amas inflammatoire au sens strict, par suite amibocytaire ».

MERCIER (1908) observe un retour à l'état embryonnaire et l'apparition de phénomènes mitotiques dans les cellules adipeuses de Blattes adultes (*Periplaneta orientalis*), infectées par une Microsporidie (*Plistophora*), parfois en association avec une Levure. Quand l'infection est massive, elle gagne les trois lignées cellulaires différenciées (cellules graisseuses, à urates et à *Bacillus cuenoti*), ne laissant indemnes que des éléments jeunes, qui présentent alors de fréquentes mitoses, dont certaines anormales et multipolaires. Quand l'infection est lente, les cellules à *Bacillus cuenoti* subissent une dédifférenciation se traduisant par la régression de leurs symbiontes, et elles entrent en caryocinèse, montrant très souvent des divisions asymétriques, désordonnées et dégénératives. N'ayant point constaté chez les Blattes normales — adultes ou larves — l'existence de mitoses dans le tissu adipeux, l'auteur conclut à une réaction spécifique rappelant les cinèses atypiques des tumeurs. Néanmoins PANTEL (1913, p. 120) rapproche ces faits du cas des *Leptynia* parasités par des *Thrixion*, dont il fut question ci-dessus.

DEBAISIEUX (1919, p. 64, fig. 120) indique chez les larves de *Simulium reptans*, la présence de noyaux hypertrophiés, fréquemment en mitose, dans les amas parasitaires d'une Microsporidie apparentée à *Thélohania varians* et envahissant le tissu adipeux. C'est un fait à retenir, car les cellules adipeuses ne comportent pas de cinèses dans les larves normales de *Simulium* (voir EPURE 1937).

POISSON (1928, p. 134) signale chez *Nepa cinerea* des mitoses normales, mais aussi tripolaires, dans les cellules adipeuses qui échappent à l'envahissement par une Microsporidie, *Nosema nepae*. Le cas est sujet à

caution, vu que normalement, les éléments adipeux des Hémiptères, entrent en caryocinèse à l'époque des mues (KOWALSKI 1919, POISSON 1924). KOWALSKI décrit même diverses anomalies mitotiques, lesquelles pourraient cependant être attribuées à l'infection, malheureusement indéterminée, dont la larve de *Pyrrhocoris* était atteinte.

PAILLOT (1935 b, 1936) découvre chez les chenilles d'*Euxoa segetum*, deux maladies à ultravirus, qui provoqueraient une prolifération du tissu adipeux, siège électif de l'infection. Les éléments parasitaires sont des grains cocciformes, visibles sur les préparations microscopiques; après avoir comblé les cellules adipeuses, auxquelles ils causent de profondes altérations nucléaires, ils se répandent dans le sang. Ils produisent un épaississement des bandes adipeuses, qui apparaissent plus riches en cellules que chez les chenilles normales. Dans la « pseudograsserie 1 », quel que soit le degré de l'infection, les jeunes cellules adipeuses demeurées intactes, présentent de nombreuses mitoses, souvent irrégulières; il naît en outre, des « nodules folliculeux », que l'auteur regarde comme des processus tourbillonnants, distincts des nodules leucocytaires généralement connus chez les Insectes (voir p. 198). Dans la « pseudo-grasserie 2 », la poussée caryocinétique est encore plus considérable, mais seulement quand l'infection a progressé, et alors certaines régions adipeuses prennent un aspect de jeunesse.

Les effets décrits seraient tout à fait remarquables, si PAILLOT avait démontré qu'ils n'ont aucun rapport avec deux ordres de phénomènes observés à l'état normal dans le tissu adipeux des larves de Lépidoptères : l'apparition des mitoses à la veille des mues et l'existence des foyers mixtes adipo-leucocytaires qui prolifèrent par voie mitotique pendant toute la vie larvaire (voir p. 223). Or, l'auteur se tait là-dessus¹. Quant aux « nodules folliculeux », vu qu'ils se produisent au cours d'une infection s'accompagnant de lésions dégénératives, il n'y a pas de raison pour qu'ils soient de nature autre qu'inflammatoire.

II. — MOLLUSQUES

Cet embranchement, dont les représentants possèdent une grande complexité tissulaire, offre des exemples sporadiques de productions

1. Dans la discussion bibliographique de la question, PAILLOT fait des rapprochements avec la caryocinétose et les observations de CHEN (1934), phénomènes cinétiques, dont j'ai souligné, par contre, la faible amplitude et les liens incontestables avec l'inflammation (voir p. 225). D'autre part, chez des Éphémères du genre *Baëtis*, ayant le tissu adipeux attaqué par une Microsporidie, *N. baëtis*, KUDO (1921, p. 171, fig. 117) n'a pas trouvé de mitoses ainsi que PAILLOT l'affirme, mais simplement des noyaux hypertrophiés, simulant une division directe.

tumorales apparemment spontanées et portant sur les Lamellibranches et les Gastropodes. Je n'aurai pas à m'occuper des « tumeurs » du manteau de la Seiche, étudiées par JULLIEN (1928) et dont l'origine inflammatoire est reconnue par l'auteur lui-même. Non plus, des « néogenèses expérimentales » obtenues par LABBÉ (1934) après l'introduction de stylets de celloïdine pure ou goudronnée dans le manteau des *Doris*, phénomènes qui se ramènent à un état associé des leucocytes (*cf.* LISON 1930) aboutissant à des granulomes.

Chez l'Huitre américaine, *Ostrea virginica* de la côte orientale des États-Unis, deux cas d'une tumeur vraisemblablement la même, furent rencontrés à des dates fort éloignées entre elles, par RYDER (1887) et SMITH (1934). Il s'agit d'une excroissance volumineuse, molle, d'aspect polypoïde noduleux, comprenant 18 lobules selon RYDER et logeant dans la cavité péricardiale, laquelle est un reste du coelome. Cette tumeur distend le péricarde, refoule le cœur et s'implante dans le parenchyme entourant l'intestin postérieur (RYDER) ou bien, elle s'attache par un étroit pédicule à la paroi péricardiale (SMITH). Elle a une structure alvéolaire, voisine de celle du mésenchyme normal, présentant des vaisseaux, ainsi qu'une infiltration leucocytaire, plus prononcée vers la périphérie. D'après RYDER, elle serait dépourvue d'un revêtement proprement dit; par contre, SMITH lui trouve une couche limitante de cellules columellaires ciliées. Ce n'est qu'une tumeur localisée et bénigne, puisque les Huitres étaient normales par ailleurs.

Chez *Anodonta cygnea*, Lamellibranche d'eau douce, WILLIAMS (1889) décrit en Angleterre, une tumeur ovoïde, pédiculée, de la taille d'une noisette, provenant du feuillet palléal gauche et ayant un bout libre dans la chambre infra-branchiale. L'auteur qualifie d'*adéno-myome* à facies polypoïde cette tumeur, qui renferme des fibres musculaires différemment orientées et des cellules glandulaires semblables à celles du bord du manteau. Il n'y eut qu'un seul exemplaire tumoral sur 700 individus de la même provenance, dont 7 portaient des « cystes parenchymateux » du manteau. COLLINGE (1890) signale chez la variété *zollensis* de la même espèce, deux cas de tumeurs peu différentes de la précédente sur près de 300 sujets prospectés.

Chez *Limax flavus*, Pulmoné terrestre, les auteurs hongrois, I. et M. SZABO (1934) font connaître une assez grosse tumeur épithélio-conjonctive, lobulée et pâle, apparue chez un exemplaire d'élevage, vieux de 3 ans 3/4. Formée sur le bord du manteau vers les tentacules, elle est tombée et a repoussé plusieurs fois de suite, jusqu'à l'âge de 4 ans de la Limace. Cette dernière fut alors fixée, environ trois mois avant la date présomptive de sa mort naturelle. Sur les coupes, la tumeur est bordée d'une ou deux rangées de cellules épithéliales, qui se disposent tantôt pour former des lacunes glandulaires d'aspect tubuleux ou alvéolaire, tantôt des papilles plus grêles que les normales. La masse tumorale interne est un tissu conjonctif riche en noyaux, parsemé de cellules glandulaires rondes, tissu lacunaire par places et absolument dépourvu de muscles. Ce serait la croissance de l'épithélium qui pédiculise la tumeur et en provoque la chute périodique. Malgré l'absence de phénomènes inflammatoires, la nature bénigne de cette tumeur ne fait pas de doute.

III. — GÉPHYRIENS

C'est encore à des productions inflammatoires que le terme de tumeur fut appliqué par les auteurs respectifs dans les deux cas ci-dessous concernant le Siponcle, et que BALZER (1931, 9^e fasc., p. 54) cite sans aucune mention critique dans le grand *Traité de Zoologie* de KÜKENTHAL (t. II, 2^e partie).

HÉRUBEL (1906) observe chez une femelle adulte de *Sipunculus nudus*, une gibbosité superficielle, à contour elliptique, placée dans le tiers postérieur du corps. Il s'agit d'une cavité, ménagée entre la cuticule et la musculature circulaire, et renfermant une abondante collection de leucocytes qui phagocytent des fibres musculaires dégénérées. De toute évidence, il y a là un état d'inflammation comparable à un abcès.

LADREY (1922) trouve à la dissection d'un Siponcle pêché à Sète (Hérault), une tumeur de la taille d'un gros pois, gris rosé et brunâtre, faisant saillie dans la cavité générale. Elle s'était développée aux dépens de l'endothélium externe et interne du tube vasculaire dorsal, l'un des canaux de Poli, qui sont en rapport avec le sinus tentaculaire de la région œsophagienne, et ont normalement un rôle lymphoïde et excréteur. Elle forme un massif de cellules endothéliales, d'abord globuleuses, polynucléées, présentant des amitoses; ensuite fusiformes, étirées, se groupant radiairement. Des cellules semblables sont disséminées dans le liquide coelomique. De pair avec ceci, les éléments sanguins, les néphridies, les systèmes musculaire et nerveux, sont en dégénérescence et le sérum offre *in vitro* une action toxique vis-à-vis des cellules d'un Siponcle normal. L'auteur opine pour un « complexe cancéreux », qu'il propose d'appeler « endo-périthéliome », tout en reconnaissant que « l'analogie avec les néoformations inflammatoires, est indéniable ». THOMAS (1932 b, p. 77), suggère la possibilité d'une infection.

IV. — POLYCHÈTES

On trouve dans ce groupe, de très intéressantes réactions tumorales d'origine multiple : parasitaire, écologique et expérimentale.

MESNIL et CAULLERY (1911) font connaître chez *Potamilla torelli*, Annélide tubicole des mares à Lithothamnion du cap de la Hague (Manche), des « néoformations papillomateuses », dues à la présence d'un Sporozoaire, le *Haplosporidium potamillae*, associé ou non à une Levure, voisine de *Monospora*. *In vivo*, ce sont des arborisations orangées de l'endothélium mésodermique, qui traversent la masse parasitaire blanc-grisâtre, laquelle peut déterminer, lorsqu'elle renferme la Levure, la tuméfaction de plusieurs demi-somites, faisant déplacer l'intestin du côté opposé. Elles dérivent surtout de la paroi somatopleurale de l'endothélium

cœlomique et forment des digitations, ramifiées vers le centre de la cavité comprise entre deux dissépiments successifs. Leur développement, parallèle à celui de l'Haplosporidie, débute par la multiplication, toutefois en l'absence de mitoses, des cellules endothéliales qui apparaissent globuleuses et basophiles. Finalement, les papilles endothéliales présentent un contour cylindrique net, des noyaux périphériques et une charpente axiale conjonctivo-musculaire. Cette réaction semble pouvoir continuer, même après la disparition de l'Haplosporidie. La phagocytose s'exerce seulement contre la Levure et aboutit parfois à des granulomes, distincts des néoformations papillomateuses. Sans oublier la nature mésodermique de ces dernières, les auteurs les comparent aux papillomes des Vertébrés. Il est à retenir l'intensité particulière de ce processus hyperplasique bénin.

THOMAS (1930 a, b) étudie la formation de tumeurs par suite de la dégénérescence des oocytes et quelquefois des soies, chez *Nereis diversicolor*, grand Polychète errant de la région de Roscoff (Finistère). Dans la vase des estuaires, les *Nereis* remontent jusqu'à l'eau douce, mais à cause de la dessalure progressive, les femelles ne pondent plus leurs œufs, qui dégèrent dans la cavité générale. Une statistique portant sur 3.236 individus, montre que la fréquence des *Nereis* tumorales augmente avec la dessalure, atteint un maximum de 16 p. 100 et décroît ensuite, car une salinité trop faible empêcherait ces Polychètes de réagir, malgré la dégénérescence considérable de leurs oocytes. La réaction tumorale serait donc un test de la vitalité de l'espèce, en rapport avec les modifications physico-chimiques du milieu ambiant.

Les tumeurs ont l'aspect de nodules blanchâtres, non pédiculés, qui affectent les parapodes ou les segments sétigères, le plus souvent ceux du milieu du corps. On peut trouver chez une même *Nereis* jusqu'à 24 tumeurs des parapodes, ou bien 3-4 tumeurs segmentaires, dont la plus grosse a la taille d'un petit pois. Le processus commence par un afflux de leucocytes des différentes lignées, qui se disposent en couches plasmodiales autour des oocytes ou des soies en dégénérescence. Parallèlement à la phagocytose de ces derniers, les couches plasmodiales dégèrent elles-mêmes en direction centrifuge. Il survient ensuite une lymphogenèse très intense, à partir du revêtement du cœlome et des vaisseaux. Les leucocytes néoformés s'agglomèrent au niveau des premières couches réactionnelles, s'allongent notablement et donnent par coalescence un tissu fibroblastique, dont les fibrilles flexueuses, fuchsinophiles,

proviennent du linome intracytoplasmique. Les nodules tumoraux entraînent la dissociation des tissus proches, notamment des muscles, mais pas la néoformation de vaisseaux. Ils peuvent gêner la marche des *Nereis* et provoquer la fracture de leur corps, qui possède d'ailleurs un grand pouvoir de régénération. Ils ne relèvent d'aucun agent microbien. Une réaction analogue fut produite expérimentalement par injection de broyat stérile de tumeurs, ou par blessure traumatique, chez des *Nereis* indemnes.

Il est à remarquer, que tout en aboutissant à un considérable effet tumoral, persistant et « si disproportionné à sa cause », cette réaction ne dépasse nullement le domaine de l'inflammation. Elle déclenche une lymphogenèse qui ne comporte pas de caryocinèses, en dépit de son intensité. Le « tissu conjonctif néoformé » qui en résulte, n'est que l'expression d'une modification allotropique des amibocytes de la plupart d'Invertébrés, modification toujours liée à l'inflammation et que LISON (1930) a distinguée sous le nom d'état associé. Si plusieurs tumeurs existent chez une même *Nereis*, elles naissent indépendamment l'une de l'autre. C'est pourquoi, le terme de granulome lympho-fibroblastique par lequel THOMAS (1932 b) a désigné ultérieurement les tumeurs en question, apparaît tout à fait adéquat, ayant l'avantage de fixer leur véritable signification anatomo-pathologique relativement aux Vertébrés¹.

Enfin, THOMAS (1932 a, p. 16) obtient expérimentalement « des tumeurs d'apparence sarcomateuse » par l'inoculation du *Bacterium tumefaciens* — l'agent causal du cancer des Plantes — aux *Nereis* portant déjà un granulome bien développé, dû aux oocytes dégénérés. Le *Bact. tumefaciens* inoculé dans la région du granulome, détermine une infection généralisée qui tue les *Nereis* au bout de 9 jours environ. En même temps, le granulome change d'aspect, devenant plus dense, légèrement verdâtre, et il s'accroît notablement. L'étude histologique de 3 tumeurs, révèle, après une nouvelle onde de lymphogenèse qui ne réalise plus des structures fibroblastiques, une remarquable transformation du mésenchyme réticulé. Normalement, ce dernier est un lâche tissu avec de rares noyaux, pauvres en chromatine, et pourvus d'inclusions graisseuses; son développement dépend de l'état sexuel des *Nereis*, et il subit une hyperplasie en présence de gros granulomes. Sous l'action de *Bact. tumefaciens*, les

1. Également chez *Nereis*, THOMAS (1930 b, p. 308) signale une hyperplasie de l'épithélium intestinal, due à des Grégarines. D'après la figure, c'est la contraction de l'intestin et l'orientation de la coupe, qui semblent grandement responsables de cet effet.

éléments du parenchyme réticulaire s'individualisent et se libèrent sous forme de cellules arrondies, à cytoplasme annulaire, à noyau périphérique. Celles-ci prolifèrent par des mitoses, souvent atypiques, et présentent des noyaux géants. Elles envahissent le granulome préexistant, les différents paquets musculaires et constituent finalement un bloc tumoral unique, à orientation multiple, désordonnée, parfois tourbillonnaire. Elles détruisent par phagocytose les lamelles musculaires, que l'on retrouve dans leur cytoplasme à l'état de gros sarcolytes sidérophiles. C'est un phénomène pathologique, puisque la myolyse normale se fait sans phagocytose. En outre, les cellules réticulaires mobilisées incorporent le *Bact. tumefaciens*, qui conserve la forme bacillaire à la périphérie de la tumeur, mais se trouve résolu en granules dans les éléments centraux.

THOMAS interprète le processus ci-dessus, dans le sens que *Bact. tumefaciens* en présence d'un volumineux granulome, communique au mésenchyme réticulé des propriétés voisines de la malignité, aboutissant à la formation de tumeurs d'aspect sarcomateux. Pour ma part, je suis plutôt enclin à y voir un bel exemple de réaction d'ordre réticulo-endothélial, tout à fait remarquable chez un Invertébré. J'ai déjà résumé d'après BOUIN, les propriétés essentielles de ce système (voir p. 228), dont on retrouve ici : la mobilisation à partir d'un état réticulaire fixe et le pouvoir phagocytaire, tant macrophagique que microphagique, de pair avec — ne l'oublions pas — la généralisation de l'infection par le *Bact. tumefaciens*, lequel s'avère très virulent pour les *Nereis*. Si la réaction des cellules réticulaires ne se manifeste que dans la région d'un gros granulome, c'est parce que celui-ci a préalablement bloqué la majorité des leucocytes disponibles, qui sont seuls à réagir dans le reste du corps ou chez les *Nereis* dépourvues de granulome¹. Enfin, l'intensité de cette réaction, qu'attestent les mitoses plus ou moins régulières et la tendance envahissante des cellules réticulaires, apparaît proportionnelle aux effets pathogènes de *Bact. tumefaciens* : c'est lui qui tue les *Nereis* et nullement le processus tumoral, qui ne se généralise pas.

1. Ces dernières meurent de la multiplication septicémique du *Bact. tumefaciens*, qui ne leur provoque que des lésions inflammatoires banales (THOMAS, p. 15). Il en est de même pour *Ascidia mentula*, *Sipunculus nudus*, *Phascolosoma vulgare* (THOMAS 1932 a) et les chenilles de *Galleria mellonella* (Mlle KOSTRITSKY, Mme TOUMANOFF et MÉTALNIKOV 1924).

V. — REMARQUES GÉNÉRALES

Les cas encore peu nombreux de néoplasies, que je viens de passer en revue, chez les Invertébrés, peuvent être groupés comme suit :

1^o Des granulomes d'aspect tumoral, formés à la faveur de l'état allotropique associé des amibocytes défini par LISON, et relevant d'origines diverses : intromission de stylets de celloïdine chez les *Doris* (LABBÉ); dégénérescence des propres oocytes chez la *Nereis* (THOMAS); lésions héréditaires, dont il reste à élucider la nature, chez la *Drosophila* (Miss STARK, WILSON); présence de Diptères endoparasites (PANTEL). Les deux tumeurs du Siponcle (HÉRUBEL, LADREYT) sont à rattacher provisoirement ici, à titre de productions inflammatoires.

2^o Tumeur d'apparence sarcomateuse, se ramenant à une remarquable réaction d'ordre réticulo-endothélial du parenchyme réticulaire, vis-à-vis d'une infection expérimentale à *Bact. tumefaciens* dans la région d'un gros granulome, chez *Nereis* (THOMAS).

3^o Des poussées mitotiques du tissu adipeux de différents Insectes (Orthoptères, Hémiptères, Diptères Lépidoptères,) sous l'action d'un Tachinaire entomobie (DE SINÉTY) ou de parasites intra-adipeux, tels les Microsporidies (MERCIER, POISSON, DEBAISIEUX) et les ultravirus de deux pseudo-grasseries (PAILLOT); enfin, sous l'action de facteurs héréditaires (FEDERLEY). Mais le caractère pathologique de ces phénomènes n'est pas rigoureusement prouvé, puisque dans la plupart des cas cités, ils se produisent également à l'état normal. Au reste, ils ont une faible intensité, ne dépassant pas le degré d'une hyperplasie, s'ils sont réellement dus à l'influence des endoparasites en question.

4^o Des accroissements tissulaires bénins, à structure complexe et à facies polypoïde : soit d'origine parasitaire (Haplosporidie) chez *Potamilla* (MESNIL et CAULLERY), soit apparemment spontanés, chez l'Huître (RYDER, SMITH), l'Anodonte (WILLIAMS, COLLINGE) et la Limace (SZABO).

Enfin, il reste à faire mention des thylacies ou galles animales, provoquées par différents parasites tant chez les Insectes, que chez d'autres Invertébrés, mais sur lesquelles il n'existe pas des données histologiques suffisantes (voir CAULLERY 1922, p. 267; GRASSÉ 1935, p. 133). Néanmoins, d'après GRASSÉ, « bien qu'il soit difficile de les séparer de certaines tumeurs bénignes..., par leur croissance limitée, par leur mor-

phologie spéciale et constante, par leur texture, les galles méritent d'être classées à part ».

Le processus proliférant de l'hémocoel des Éphémères à *Symbiocladius*, étudié dans le présent travail, ne saurait rentrer dans aucune catégorie de faits néoplasiques énumérés ci-dessus. Vis-à-vis de la réaction sarcomateuse par le *Bact. tumefaciens*, qui semble la plus voisine de la malignité, il se distingue par les principaux caractères suivants : il n'interfère pas avec une infection microbienne septicémique ; il n'exerce pas son action destructive au moyen de la phagocytose ; il présente une étape de généralisation.

Ainsi, jusqu'à plus ample informé, le processus proliférant des Éphémères est, de tous les cas de néoplasie décrits chez les Invertébrés, celui qui possède les propriétés de malignité les plus manifestes. En cela, c'est lui qui se rapproche le plus des sarcomes, notamment de ceux du système hémolymphopoïétique, connus dans la Pathologie comparée des Vertébrés. Il subsisterait toutefois une différence essentielle : alors que chez ces derniers, le pouvoir proliférant de la cellule néoplasique apparaît illimité et d'ordre intrinsèque, chez les Éphémères, ce pouvoir est induit par un facteur extrinsèque, la larve ectoparasite de *Symbiocladius*, dont le mécanisme d'action est à étudier. Mais cette différence perd beaucoup de son importance, si l'on considère les sarcomes infectieux des Oiseaux, où la croissance maligne est communiquée, à des éléments histiocytaires, par un virus filtrant, distinct des cellules néoplasiques elles-mêmes, dont il peut être isolé expérimentalement.

D'ailleurs, vu les différences morphogénétiques considérables qui séparent les Vertébrés des Insectes, force est de ne point trouver l'identité non plus entre les processus tumoraux de ces deux groupes. Mais c'est justement là l'intérêt des recherches comparées, que l'on ne saurait mieux illustrer que par l'exemple d'un autre domaine pathologique, celui de l'inflammation. En y utilisant, en zoologiste, la méthode comparée, METCHNIKOFF a pu brillamment retracer l'évolution des manifestations inflammatoires si complexes des Vertébrés, à partir de la simple phagocytose chez les Invertébrés.

RÉSUMÉ ET BILAN DES RÉSULTATS

Chez les Chironomides, les mœurs parasitaires n'existent qu'exceptionnellement dans deux sous-familles, les *Chironominae* et les *Ortho-*

cladiinae, dont quelques représentants vivent, selon divers degrés de commensalisme et de parasitisme, en des rapports constants avec des Invertébrés d'eau douce, appartenant aux Éponges, Gastropodes et Insectes. Ces adaptations particulières sont limitées aux phases larvaire et nymphale, alors que les imagos aériennes ne s'écartent pas du mode de vie habituel au groupe entier. Mes recherches ne concernent que *Symbiocladius rhithrogenae*, qui offre incontestablement le cas de parasitisme le plus spécialisé parmi les Chironomides, où il apparaît d'ailleurs isolé, ayant rendu nécessaire la création d'un genre nouveau, tandis que les autres formes parasites furent facilement placées auprès des espèces libres. *Symbiocladius* est un ectoparasite de type protélien, n'étant inféodé que pendant son développement postembryonnaire aux nymphes plates d'Éphémères torrenticoles. Le présent travail est la première étude biologique approfondie de ce cas de parasitisme; les résultats acquis, énumérés ci-après, envisagent successivement l'ectoparasite et son hôte, dans leurs complexes actions réciproques.

I. — L'état imaginal de *Symbiocladius rhithrogenae* (Zavrel 1924)

1. Comme tous les Chironomides, les *Symbiocladius* adultes mènent une brève existence autophage, employée à la reproduction, leurs gonades étant mûres à l'éclosion. Je donne une description de la morphologie externe et interne des imagos, en insistant sur les caractères systématiques importants et le dimorphisme sexuel.

2. *Orthocladius* (*Dactylocladius*) *brevipalpis* (Goetghebuer 1926), décrit en France, n'est qu'un synonyme de *S. rhithrogenae*. Jusqu'à plus ample informé, le genre *Symbiocladius* ne comprend que les deux espèces suivantes : 1° *S. equitans* (Classen 1922) aux États-Unis; 2° *S. rhithrogenae* (Zavrel 1924) en Europe, constaté avec certitude en Tchécoslovaquie, Roumanie et France.

3. Les imagos de *S. rhithrogenae* sont positivement phototropes. Les ♂♂ sont plus longs que les ♀♀, la taille des deux sexes variant de pair avec celle des hôtes. D'après les époques d'éclosions imaginale, je distingue trois générations annuelles : l'une d'environ 7 mois passant l'hiver, et deux autres d'un peu plus de 2 mois chacune, s'échelonnant dans la belle saison. Les éclosions de *Symbiocladius* se font entre les mêmes limites saisonnières que celles des espèces-hôtes, du fait des corrélations réglant le développement de l'ectoparasite sur celui de ses Éphémères (voir N° 19, 20).

4. Sur un grand nombre d'individus, il y a égalité numérique entre les deux sexes de *Symbiocladius*, qui toutefois se répartissent différemment par rapport à la taille des hôtes, savoir : prédominance des ♂♂ jusqu'à une taille de 5,5 mm. des nymphes d'*Heptagenia*; excès de *Symbiocladius* ♀♀ au-dessus d'une taille de 7 mm.; parité des sexes sur des nymphes de tailles intermédiaires, d'ailleurs les plus nombreuses. Cette corrélation pose le problème d'une détermination phénotypique du sexe chez *Symbiocladius*, en fonction de la durée de son I^{er} stade larvaire, durée plus ou moins longue suivant la taille, petite ou grande de l'hôte, lors de la contamination (voir N^o 19 a).

II. — Cycle évolutif de l'ectoparasite

5. N'ayant pu obtenir la ponte fécondée de *Symbiocladius*, je décris celle accidentellement expulsée par des ♀♀ vierges, ainsi que l'œuf de la même provenance. J'étudie à l'aide des chiffres, la croissance linéaire moyenne au cours du développement larvaire, où la tête et le corps comportent des modalités différentes, en relation avec les mues.

6. J'établis l'existence d'un polymorphisme larvaire, comprenant quatre formes successives de larves distinctes, séparées par les trois premières mues, et se reconnaissant principalement aux modifications morphologiques externes de la tête et des fausses pattes. Comparativement aux Chironomides libres, dont les larves dès le stade II, muent sans plus se modifier, il y a chez *Symbiocladius* une complication dans le développement, due au parasitisme.

7. Je décris l'organisation interne de la larve de *Symbiocladius* sur le vivant et d'après des coupes histologiques. Je m'occupe de l'évolution des ébauches imaginaires et de l'appareil génital ♂ et ♀ durant le IV^e stade larvaire.

8. Pour la première fois chez les Insectes, je mets en évidence un dimorphisme sexuel quant à la quantité et aux réactions chromatiques des réserves protéiques du tissu adipeux abdominal des larves de *Symbiocladius* au dernier stade, savoir : de rares boules acidophiles chez le ♂, très nombreuses sphérules basophiles chez la ♀, après la même technique à l'hématoxyline ferrique-érythrosine.

9. Les moyennes arithmétiques de la taille : larvaire définitive, nymphale et imaginaire dans les deux sexes, montrent que les larves et les nymphes ♀♀ de *Symbiocladius* sont plus grandes que les stades ♂♂

correspondants, mais que brusquement chez les imagos, ce rapport est inversé, les ♂♂ devenant les plus longs. Concernant la morphologie externe de la nymphe de *Symbiocladius*, je souligne les différences sexuelles et l'extrême réduction de la phanérotaxie.

10. *Phaenocladius microcephalus* Zavrel 1924, connu seulement à l'état larvaire et nymphal, est tout au plus une forme de *S. rhithrogenae* (Zavrel 1924). Les affinités de *Symbiocladius* d'après ses caractères larvaires et nymphaux, ne sont pas à rechercher auprès des *Euphaenocladius* terrestres (cf. THIENEMANN 1934 a), mais parmi les Orthocladiaires rhéophiles; c'est l'imago, le stade le moins influencé écologiquement, qui peut fournir les plus sûres indications phylétiques.

III. — Rapports éthologiques de l'ectoparasite avec son hôte

11. J'énumère les caractères taxonomiques nymphaux et imaginaires des Éphémères-hôtes de *Symbiocladius* en Roumanie et en France. *S. rhithrogenae* est un ectoparasite légèrement polyphage, possédant deux hôtes habituels, *Rhithrogena semicolorata* et *Heptagenia lateralis*, ainsi qu'un troisième hôte, accidentel, *Ecdyonurus fluminum*, tous appartenant à la famille des *Ecdyonuridae*, dont les nymphes plates sont cantonnées dans les eaux rapides et froides. Mêmes genres d'hôtes dans le reste du Holarctique.

12. La fréquence de *S. rhithrogenae* oscille en Roumanie de 28 à 64 p. 100 sur *Rhithrogena*, de 18 à 69 p. 100 sur *Heptagenia*, et en France, de 28 à 35 p. 100 sur *Rhithrogena*. Dans le bassin supérieur de la Prahova (Carpathes méridionales, Roumanie), les hôtes occupent des facies torrenticoles différents.

13. Les nymphes-hôtes sont contaminées par les larves actives au 1^{er} stade, issues de la ponte aquatique, et qui tâtonnent longuement pour gagner la zone sous-alaire, où elles s'établissent, souvent après une mue intercurrente de l'Éphémère. Dans les cas de contamination multiple, une seule des larves infestantes survit et se développe. Après son installation, la larve au 1^{er} stade peut quitter l'hôte et se fixer sur un autre. Les Éphémères sont susceptibles de contamination durant toute leur période nymphale, depuis une taille de 2,5 mm. et l'apparition des premiers rudiments alaires. Cependant, statistiquement, les stades nymphaux moyens sont ceux le plus souvent atteints.

14. Pendant tout son développement postembryonnaire, *Symbio-*

cladius vit localisé sous les fourreaux alaires mésothoraciques de son hôte, où ils s'enferme dans une membrane soyeuse due à sa propre sécrétion salivaire. En s'accroissant, la larve ectoparasite passe d'une position transverse dans une position de plus en plus arquée, produisant une gibbosité d'autant plus apparente sur le dos de l'Éphémère; son enveloppe de sécrétion conformée d'abord en gouttière, s'élargit graduellement en un sac. Alors que la larve maintient sa tête sous les fourreaux alaires, la nymphe de *Symbiocladius* a son apex toujours dirigé vers l'extrémité postérieure de l'hôte. Je signale le cas fort rare de la localisation atypique de l'ectoparasite au niveau de l'articulation cervicale, qui lui assure la nutrition, mais pas l'abri. D'une série de pesées, je déduis qu'au terme de son évolution parasitaire (larve mûre, nymphe), *Symbiocladius* atteint 1/5^e du poids de la nymphe-hôte.

15. Je décris la remarquable migration des yeux annonçant les mues larvaires, phénomène dont l'amplitude maximum (yeux dans le prothorax) correspond au passage entre les deux premiers stades larvaires de *Symbiocladius*, morphologiquement les plus dissemblables. Cette migration apparaît liée au polymorphisme larvaire, donnant la mesure des remaniements internes, qui préparent l'avant chaque mue la morphologie céphalique du stade suivant. Concernant les mues larvaires proprement dites de *Symbiocladius*, je relève les mouvements de rotation à 180°, que le nouveau stade complètement formé, exécute à l'intérieur de l'ancienne cuticule intacte, pour la déchirer finalement à un endroit variable.

16. Juste avant de se nymphoser, la larve de *Symbiocladius* prend la position caractéristique de la nymphe; mais au moment même de cette mue, elle devient rectiligne, la face dorsale vers le haut. Une attitude identique permet à la nymphe mûre de perforer son sac et d'en sortir sa moitié antérieure, lors de l'éclosion imaginale. Par des essais, je montre que si la plupart des *Symbiocladius* adultes éclosent au milieu de la journée, c'est sous l'influence de la température ambiante maximum.

17. Après avoir indiqué le mécanisme normal de la mue des nymphes-hôtes, je décris le comportement de l'ectoparasite lors de la mue de son Éphémère : avec sa tête, la larve de *Symbiocladius* transperce le vieux tégument et regagne sa place sous les fourreaux alaires de l'hôte, avant que celui-ci ne se soit dégagé de son exuvie.

IV. — Rapports entre le développement de l'ectoparasite et celui de l'hôte

18. J'expose la technique qui m'a permis d'obtenir en élevage le développement postembryonnaire complet de *Symbiocladius* sur *H. lateralis* et *Rh. semicolorata*, en remédiant à la sensibilité respiratoire des hôtes, qui meurent dans une eau stagnante. Tout d'abord, j'étudie la croissance nymphale des individus normaux des espèces-hôtes, et je précise leurs modifications externes au cours du dernier stade nymphal en vue de la métamorphose; celle-ci conduit normalement à deux stades aériens, brefs et autophages, ailés et sexuellement mûrs : la subimago et l'imago.

19. De l'étude en élevage du développement corrélatif de l'ectoparasite et de ses hôtes, ces derniers étant infestés à différents stades, entre 2,5 et 6 mm. de taille, j'ai abouti aux conclusions suivantes, corroborées par les données de récolte dans la nature :

a) Au-dessous d'une taille de 4,5 mm. chez *Heptagenia*, de 5 mm. chez *Rhithrogena*, la durée du I^{er} stade larvaire de *Symbiocladius* est d'autant plus longue, que l'Éphémère fut contaminée à un stade plus jeune, ayant une taille plus petite. A ces chiffres, correspond donc une taille de l'hôte critique pour le passage de l'ectoparasite en son II^e stade; jusqu'à l'accroissement respectif de l'Éphémère, on observe une attente du *Symbiocladius* au stade I.

b) L'entrée de l'ectoparasite en son IV^e stade larvaire précède de fort peu (1-2 jours) la dernière mue effective (normalement accomplie) de son hôte, en sorte que durant le IV^e stade, la nymphose et l'éclosion imaginale de *Symbiocladius*, son Éphémère ne subira plus aucune mue.

c) Quelques jours après l'éclosion des *Symbiocladius* adultes, les Éphémères portant le sac nymphal du Chironomide, meurent absolument toutes à l'état de nymphes aquatiques, offrant parfois de faibles indices de métamorphose, joints à une tentative de mue.

20. Ayant expérimentalement enlevé l'ectoparasite au début de son IV^e stade larvaire, les nymphes d'Éphémères sans exception ont très nettement extériorisé les caractères de la métamorphose; elles ont fini par présenter l'acte de l'éclosion subimaginale, qui échoue cependant, ne libérant qu'une faible proportion de subimagos (25 p. 100 chez *Heptagenia*). J'ai appelé atrophiques ces subimagos obtenues en expérience, qui ne peuvent pas donner des imagos aptes à la reproduction, du fait de la réduction de leur taille, de leurs ailes, de l'appareil copulateur des

♂♂ et des ovaires chez les ♀♀. L'étude des hôtes privés de leur *Symbiocladius*, m'a amené à conclure que :

a) La dernière mue effective des nymphes parasitées jusqu'à la fin, représente toujours l'avant-dernière mue de l'évolution nymphale normale.

b) Ainsi, la croissance au IV^e stade larvaire et la métamorphose de l'ectoparasite, se superposent constamment à l'ultime stade nymphal des hôtes; ceux-ci parcourent tout leur développement nymphal, mais sont empêchés d'effectuer leur métamorphose.

21. L'analyse d'un cas exceptionnel, où malgré la contamination tardive, *Symbiocladius* « prend » sur l'Éphémère, montre que le dernier stade nymphal de l'hôte peut à lui seul suffire au développement complet de l'ectoparasite, depuis la larve I jusqu'à l'éclosion imaginale.

V. — Action générale indirecte de l'ectoparasite sur l'hôte

Il résulte des corrélations réglant le développement de *Symbiocladius* sur celui des Éphémères-hôtes, que toutes ces dernières qui portent un ectoparasite en métamorphose, se trouvent à un même stade et sont comparables aux individus normaux de leur espèce au dernier stade nymphal. Ceci permet d'apprécier les troubles dans la croissance des caractères, tant somatiques que sexuels, des nymphes-hôtes, sous l'action nocive indirecte de *Symbiocladius*, suivant le moment plus ou moins précoce de la contamination.

22. L'étude statistique comparée de la variation de la taille des nymphes normales et parasitées au dernier stade d'*Heptagenia* et de *Rhithrogena* (vu que normalement les ♀♀ sont plus grandes que les ♂♂), montre que les hôtes subissent une réduction globale de 20 p. 100 de la taille; le taux de réduction peut dépasser 40 p. 100 de la taille normale, chez une minorité d'Éphémères infestées de bonne heure.

23. Je prouve que les hôtes aboutissent au dernier stade nymphal avec des fourreaux alaires mésothoraciques présentant différents degrés de réduction, qui rappellent des phases d'autant plus reculées, du développement de ces ébauches, que les Éphémères furent contaminées à un stade plus jeune.

24. Je précise la proportion numérique des sexes, le dimorphisme sexuel, et je décris l'évolution de l'appareil génital pendant le dernier stade des nymphes normales d'*Heptagenia* et de *Rhithrogena*. Passant

à l'étude des nymphes parasitées, je relève divers degrés d'atrophie des ébauches copulatrices des ♂♂, offrant une série parallèle à celle observée chez les subimagos atrophiques (N° 20); les ébauches copulatrices sont d'autant plus en retard sur le stade final de leurs porteurs, que ceux-ci furent infestés plus tôt. L'action parasitaire sur les gonades varie notablement selon le sexe des hôtes : les testicules se trouvent réduits, mais la spermatogenèse n'y est inhibée que dans les cas d'une contamination précoce, liée à une taille naine; par contre, les ovaires, quelles que soient leurs dimensions et la taille du sujet, subissent une castration totale, par suite de la dégénérescence de leurs éléments, dont les réserves sont détournées au profit de la phase néoplasique généralisée (voir N° 32), au cours du dernier stade nymphal.

VI. — Nutrition de l'ectoparasite et réaction inflammatoire de l'hôte

25. Après une mise au point des données actuelles sur les leucocytes des Insectes, je fais la cytologie du sang normal des nymphes d'*H. lateralis* et de *Rh. semicolorata*, chez lesquelles je suis amené à définir trois types leucocytaires : macronucléaires, micronucléaires et stérrocytes (nom nouveau pour cenocytoïdes).

26. Par l'examen histologique du contenu intestinal aux principaux stades de l'ectoparasite, je démontre la nutrition hémophage de la larve de *Symbiocladius* aux dépens des cellules du sang de ses hôtes (voir Nos 33, 36). Dans les cas où, en même temps que le Chironomide établi en ectoparasite, les Éphémères ont leur hémocoel envahi par des Microsporidies, j'ai constaté la présence de sporontes et spores de ces dernières dans le mésentéron du *Symbiocladius*.

27. J'appelle zone nourricière de l'ectoparasite, le bourrelet mésothoracique sous-alaire, au niveau duquel l'enveloppe de sécrétion faisant défaut, la larve de *Symbiocladius* y applique directement sa tête, qu'elle déplace tantôt à droite, tantôt à gauche durant son développement. Ce bourrelet sous-alaire correspond à la région articulaire du méso- et métanotum, et renferme normalement un sinus sanguin, dont la topographie complexe est en rapport avec la présence des fourreaux alaires supérieurs. Des plaies microscopiques, dues aux morsures de la larve parasite, forment des solutions de continuité de la paroi du sinus nourricier, augmentant en nombre et en étendue au fur et à mesure de l'évolution larvaire de *Symbiocladius*.

28. Sur les coupes histologiques d'Éphémères parasitées, je distingue deux sortes de structures inflammatoires : 1^o blessures de la paroi du sinus sous-alaire, fréquentes parce que liées à la nutrition de l'ectoparasite; 2^o nodules leucocytaires, sporadiques, se formant en divers points de l'hémocoel, autour des lésions dégénératives ou des corps étrangers. Les leucocytes qui réagissent dans l'inflammation et produisent les structures mentionnées, sont les micronucléaires, éléments complètement différenciés, incapables de mitose, mais activement phagocytaires, fonctionnant comme des micro- et des macrophages.

29. Les nodules leucocytaires sont connus dans l'ensemble des Insectes, dont ils représentent les productions inflammatoires les plus complexes, correspondant aux granulomes des Vertébrés. Leurs particularités structurales (agglutination plasmodiale, différenciation de fibrilles), ne sauraient être interprétées comme une néoformation inflammatoire de tissu conjonctif, vu qu'un pareil conjonctif n'existe pas normalement chez les Insectes; elles sont, par contre, l'expression de l'état allotropique associé, général aux amibocytes des Invertébrés d'après LISON.

VII. — Réaction néoplasique maligne de l'hôte

30. Outre les phénomènes inflammatoires, je fais connaître dans l'hémocoel des Éphémères avec *Symbiocladius*, un processus proliférant considérable, intéressant une lignée de cellules embryonnaires, homologues aux macronucléaires, leucocytes germinatifs du sang normal, ainsi qu'à certains éléments adipeux indifférenciés. Dès le I^{er} stade larvaire de l'ectoparasite, ce processus commence dans le sinus sous-alaire de l'hôte, au voisinage des plaies par morsures; à son origine, on trouve un agencement syncytial des macronucléaires, qui en même temps se multiplient par des mitoses extrêmement fréquentes, parfois multipolaires.

31. Il y a d'abord une phase néoplasique locale, jusqu'à la dernière mue effective de l'Éphémère et le début du IV^e stade larvaire du *Symbiocladius*. Elle aboutit à l'édification d'une tumeur mésothoracique dorsale, comprenant un complexe de nappes syncytiales, avec tendance à la différenciation adipeuse. La tumeur s'accroît par expansion dans le sinus sous-alaire et par infiltration dans le tissu adipeux préexistant du mésonotum, déterminant la destruction et l'atrophie de la musculature alaire. Basophile, sans limites définies, elle est essentiellement

distincte des nodules leucocytaires (granulomes) acidophiles, étant comparable aux sarcomes des Vertébrés; à son égard, le tissu adipeux joue le rôle de stroma nourricier.

32. La malignité du processus néoplasique se traduit ensuite par une phase de prolifération généralisée, concomitante au dernier stade nymphal de l'hôte. Les macronucléaires libres se divisent activement (surtout au niveau des nappes adipeuses abdominales qui cèdent leurs réserves), peuplent les espaces hémocoeliens et s'accumulent dans le sang circulant, qu'ils transforment en une purée cellulaire; il y a là un état leucémique. En Pathologie, on connaît les leucosarcomatoses, où il existe leucosarcome et leucémie à la fois; c'est de ces lésions néoplasiques du système hémolympopoïétique des Vertébrés, qu'il convient de rapprocher la réaction proliférante des Éphémères avec *Symbiocladius*.

33. Pendant son IV^e stade larvaire, l'ectoparasite vide l'hémocoel de l'hôte de la plupart des macronucléaires néoplasiques, pour s'en nourrir. Si la larve de *Symbiocladius* est expérimentalement enlevée peu après la dernière mue effective de l'Éphémère, le sang de celle-ci devient quand même leucémique; le fait de garder ce sang, n'empêche pas les hôtes de manquer leur métamorphose, n'aboutissant qu'à un faible pourcentage de subimagos atrophiques (N^o 20), ce qui dénote l'incurabilité et la nocivité de cette réaction néoplasique.

34. Après la nymphose de *Symbiocladius*, les Éphémères ayant épuisé les réserves de leur tissu adipeux au cours de la prolifération généralisée, ne peuvent accomplir que les remaniements histolytiques de leur métamorphose. Elles arrivent au terme de leur cycle vital, sans avoir pu réaliser la morphogenèse correspondante, et meurent sous forme de nymphes aquatiques cachectiques, présentant un vieillissement tissulaire absolu. Le reste des éléments néoplasiques subit l'empreinte de la métamorphose, montrant que leur prolifération est liée à la juvénilité tissulaire et à l'abondance de réserves de la période nymphale des Éphémères.

35. En comparaison des faits connus chez les Insectes : réactions tissulaires dans l'inflammation et sous l'influence des parasites, modalités de l'histogenèse adipeuse normale, caryocinétose — le processus néoplasique des Éphémères avec *Symbiocladius* apparaît comme un phénomène absolument nouveau. La double potentialité, adipogène et leucocytaire, des macronucléaires au cours des phases néoplasiques locale et généralisée, est un bel exemple de l'existence d'un lien génétique entre

les éléments sanguins et adipeux, dans le développement postembryonnaire des Insectes. La phase leucémique illustre remarquablement le mécanisme diffus de la lymphogenèse chez les Insectes, par caryocinèses répétées des plus jeunes éléments libres du sang. Les propriétés des macronucléaires néoplasiques ne rappellent qu'en partie celles du système réticulo-endothélial des Vertébrés.

36. Le processus néoplasique des Éphémères est dû à une action fort probablement spécifique de la larve de *Symbiocladius*, et s'exerçant à travers les plaies par morsures, qui permettent en même temps les prélèvements nutritifs. L'ectoparasite se développe parallèlement aux phases de la réaction néoplasique, du fait qu'il se nourrit électivement des produits de celle-ci, notamment des macronucléaires, qui augmentent de plus en plus dans le sang. Mais le processus néoplasique dépend du cycle sécrétoire et trophique du tissu adipeux, qui suit normalement les principales étapes du développement postembryonnaire. C'est ce qui explique en dernier lieu, les corrélations qui règlent le développement de l'ectoparasite sur celui de son hôte (N^{os} 19, 20). L'action nocive de *Symbiocladius* s'exerce principalement par l'intermédiaire du processus néoplasique en tant que déséquilibre organique, et moins par la spoliation, laquelle ne porte que sur le résultat même de la prolifération atypique.

VIII. — Discussion générale

37. Les tumeurs héréditaires que Miss STARK a décrites chez la *Drosophile*, ne sont que des nodules leucocytaires ou granulomes, productions nettement inflammatoires. Elles paraissent déterminées par des dégénérescences tissulaires mélaniques, relevant de la constitution génotypique des mutations tumorales. C'est probablement là le mode d'action du létal 7, dont les effets peuvent se manifester également en l'absence des tumeurs.

38. Une revue critique des néoplasies des Invertébrés, notamment des Insectes, Mollusques, Géphyriens et Polychètes, m'amène à conclure que la réaction néoplasique des Éphémères avec *Symbiocladius* forme un cas à part, actuellement le plus près du type classique de la malignité. Les sarcomes à Ultravirus des Oiseaux permettent de concevoir une croissance maligne, sous la dépendance d'un facteur extrinsèque aux cellules néoplasiques elles-mêmes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1928. AGHAR (M.). Contribution à l'étude de l'Immunité chez les Insectes. (*Thèse Pharmacie*, Montpellier, Em. Montane, 104 pp., 1 pl.)
1934. AUBERTOT (M.). Recherches sur les Péritrophiques des Insectes, en particulier des Diptères. (*Thèse Sc. Nat.*, Nancy, G. Thomas, 357 pp., 99 fig.)
1911. BARNARD (K.-H.). Chironomid larvae and Water-snails. (*Ent. Mon. Mag.*, London, T. XLVII, pp. 76-78, 4 fig.)
1938. BENTHEM JUTTING (Mme T. van). A freshwater Pulmonate (*Physa fontinalis* [L.]) inhabited by the larva of a Non-biting Midge (*Tendipes* [*Parachironomus*] varus Gtgh.). (*Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart, T. XXXII, pp. 693-699, 4 fig.)
- 1901-02. BERLESE (A.). Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la nimfose degli Insetti metabolici. (*Riv. Patol. Veget.*, Firenze, Ann. 8, pp. 1-155, 6 pl.; Ann. 9, pp. 177-344, 8 pl.)
1909. — Gli Insetti. (Milano, T. I, 1.004 pp., 1.292 fig.)
1935. BLAUSTEIN (W.). Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte, *Ephestia kühniella*. (*Z. Morph. Ökol. Tiere*, Berlin, T. XXX, pp. 333-354, 15 fig.)
1936. BOESE (G.). Der Einfluss tierischer Parasiten auf den Organismus der Insekten. (*Z. Parasitenkunde*, Berlin, T. VIII, pp. 243-284, 27 fig.)
1933. BOGOËSCO (C.). Neuer Beitrag zur Kenntniss der Ephemeropterenfauna Rumäniens. (*Notat. Biol.*, Bucarest, T. I, pp. 69-77, 14 fig.)
1932. BOGOÏAVLENSKII (K. S.). [Éléments cellulaires du sang des Insectes.] [Russe, rés. allem.] (*Arch. russes Anat. Hist. Embr.*, T. XI, pp. 361-387, pp. 444-450, 1 pl., 11 fig.)
1930. BOISSEZON (P. de). Contribution à l'étude de la biologie et de l'histophysiologie de *Culex pipiens*. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, T. LXX, pp. 281-431, 4 pl., 17 fig.)
1929. BOUIN (P.). Éléments d'Histologie. (Paris, Alcan, T. I, 334 pp., 2 pl.)
1938. BRUNSON (M.-H.). Influence of Japanese beetle instar on the sex and population of the parasite *Tiphia popilliavora*. (*Journ. Agric. Res.*, Washington, T. LVII, pp. 379-386.)
1924. BUYS (Mme K.-S.). Adipose tissue in Insects. [(*J. Morph.*, Philadelphia, T. XXXVIII, pp. 485-510, 8 pl.)]
1934. CAMERON (G.-R.). Inflammation in the caterpillars of Lepidoptera. (*J. Path. Bact.*, London, T. XXXVIII, pp. 441-466, 2 pl.)
1922. CAULLERY (M.). Le Parasitisme et la Symbiose. (Paris, Doin, 400 pp., 53 fig.)
1931. — Le problème de l'Évolution. (Paris, Payot, 448 pp., 88 fig.)
1934. CHEN (H.-T.). Reactions of *Ctenocephalides felis* to *Dipilydium caninum*. (*Z. Parasitenkunde*, Berlin, T. VI, pp. 603-637, 1 pl., 29 fig.)

1913. CHEWYREUV (I.). Le rôle des femelles dans la détermination du sexe de leur descendance dans le groupe des Ichneumonides. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. LXXIV, pp. 695-699.)
1922. CLAASSEN (P.-W.). The larva of a Chironomid (*Trissocladius equitans* n. sp.), which is parasitic upon a May-fly nymph (*Rhithrogena* sp.). (*Kansas Univ. Sc. Bull.*, T. XIV, pp. 395-404, 3 pl.)
1913. CLEMENS (W.-A.). New species and new life-histories of Ephemeridae or May-flies. (*Canad. Ent.*, Orillia, Ont., T. XLV, pp. 246-262, 329-341, 3 pl.)
1925. CODREANU (R.). Sur la larve d'un Chironomide ectoparasite des nymphes d'une Éphémérine. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. XCIII, p. 731.)
- 1927 a. — Le cycle évolutif d'un Chironomide à larve ectoparasite d'une nymphe d'Éphémère. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. XCVI, p. 1433, 1 fig.)
- 1927 b. — Les conditions de la mue dans un cas de parasitisme d'une nymphe d'Éphémère (*Rhithrogena* sp.) par une larve de Chironomide (*Trissocladius* sp.). (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. XCVI, p. 1435, 1 fig.)
- 1930 a. — Sur la phase interne du cycle évolutif de deux formes d'*Ophryoglena*, Infusoires endoparasites des larves d'Éphémères. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CXC, p. 1154.)
- 1930 b. — La nutrition et l'action sur l'hôte de *Symbiocladius rhithrogenae*, Chironomide à larve ectoparasite des nymphes d'Éphémères. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CXC, p. 1462.)
1931. — Sur l'évolution des *Endoblastidium*, nouveau genre de Protiste parasite cœlomique des larves d'Éphémères. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CXCI, p. 772, 1 fig.)
1934. — Rapports entre le développement de *Symbiocladius rhithrogenae*, Chironomide ectoparasite, et la croissance de l'Éphémère-hôte. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CXCI, p. 100.)
1935. — Néoplasie maligne dans l'hémocœle des Éphémères sous l'action de *Symbiocladius rhithrogenae*, Chironomide ectoparasite. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CCI, p. 102.)
1890. COLLINGE (W.-E.). Note on a Tumor in *Anodonta cygnea*. (*J. Anat. Physiol.*, T. XXV, p. 154.)
1930. CONSTANTINEANU (M.-J.). Der Aufbau der Sehorgane bei den im Süßwasser lebenden Dipterenlarven und bei Puppen und Imagines von *Culex*. (*Zool. Jahrb. Anat.*, Jena, T. LII, pp. 253-346, 12 pl., 25 fig.)
1928. COSTA LIMA (A. DA). Ceratopogonineos ectoparasitos de Phasmídeos. (*Suppl. Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, Rio Janeiro, T. III, pp. 84-85, 5 fig.)
1891. GUÉNOT (L.). Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale, 2^e Partie : Invertébrés. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, 2^e sér., T. IX, pp. 365-475.)
1896. — Études physiologiques sur les Orthoptères. (*Arch. Biol.*, Liège, T. XIV, pp. 293-341, 2 pl.)
1928. DAWYDOFF (G.). Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés. (Paris, Masson, 930 pp., 509 fig.)

1919. DEBAISIEUX (P.). Microsporidies parasites des larves de *Simulium* : *Thelohania varians*. (*Cellule*, Louvain, T. XXX, pp. 47-79, 3 pl.)
1928. DESPAX (R.). Observation relative à l'action de la lumière sur la métamorphose des Trichoptères. (*Bull. Soc. ent. Fr.*, 1928, pp. 154-156.)
1932. DINULESCO (G.). Recherches sur la Biologie des Gastrophiles. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, Paris, 10^e Sér., T. XV, pp. 1-183, 8 pl.)
- 1926 a. DORIER (A.). Sur le commensalisme de la larve de *Dactylocladius brevipalpis*, Goet. (Chironomide). (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CLXXXIII, p. 809.)
- 1926 b. — Un Chironomide à larve commensale d'une nymphe d'Éphéméride (*Trav. Lab. Pisc. Univ.*, Grenoble, T. XI, pp. 63-73, 1 pl., 3 fig.)
1934. — Sur la biologie et les métamorphoses de *Psectrocladius obvius*, Walck. (*Trav. Lab. Pisc. Univ.*, Grenoble, 1934, pp. 205-215, 2 pl.)
1929. DOUBROW (S.) et ROUSSET (J.). Sur un procédé de technique histologique concernant la coupe en série de petits Nématodes. (*Bull. Histol. appl. Path. Technique*, Lyon, T. VI, pp. 416-417.)
1910. DRENKELFORT (H.). Neue Beiträge zur Kenntniss der Biologie und Anatomie von *Siphylurus lacustris*. (*Zool. Jahrb. Anat.*, Jena, T. XXIX, pp. 527-617, 3 pl.)
1907. DÜRKEN (B.). Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. (*Z. wiss. Zool.*, Leipzig, T. LXXXVII, pp. 435-550, 3 pl., 30 fig.)
1923. — Die postembryonale Entwicklung der Tracheenkiemen und ihrer Muskulatur bei *Ephemerella ignita*. (*Zool. Jahrb. Anat.*, Jena, T. XLIV, pp. 439-614, 3 pl., 30 fig.)
- 1883-88 EATON (A.-E.). A revisional Monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. (*Trans. Linn. Soc.*, London, Sec. Ser. Zool., T. III, pp. 1-352, 65 pl.)
1930. ECKSTEIN (F.). Ein Beitrag zur experimentellen Parasitologie der Insekten. (*Z. Parasitenkunde*, Berlin, T. II, pp. 571-582, 6 fig.)
1920. EDWARDS (F.-W.). On the British species of *Simulium*. II. Early stage. (*Bull. Ent. Res.*, London, T. XI, pp. 211-246.)
- 1926 a. — On the British biting-midges (Diptera, *Ceratopogonidae*). (*Trans. Ent. Soc.*, London, T. LXXIV, pp. 389-426, 2 pl.)
- 1926 b. — On marine *Chironomidae* (Diptera). (*Proc. Zool. Soc.*, London, 1926, pp. 779-806, 8 fig.)
- 1929 a. — Some commensal midges. (*Nat. Hist. Mag.*, London, T. II, pp. 92-96, 2 fig.)
- 1929 b. — British non-biting midges (Diptera, *Chironomidae*). (*Trans. Ent. Soc.*, London, T. LXXVII, pp. 279-430, 3 pl., 15 fig.)
1937. EPURE (E.). Observations sur le corps gras des larves de *Simulium*. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, T. LXXIX; N. et R., pp. 17-23, 6 fig.)
1927. FAURÉ-FRÉMIET (E.). Les amibocytes des Invertébrés à l'état quiescent et à l'état actif. (*Arch. Anat. micr.*, Paris, T. XXIII, pp. 99-173, 31 fig.)
1936. FEDERLEY (H.). Sex-limited hereditary cancer in Lepidopterous larvae. (*Hereditas*, Lund, T. XXII, pp. 193-216, 13 fig.)

1928. FIEBRIG-GERTZ (C.). Un Diptère ectoparasite sur un Phasme : *Ceratopogon ixodoites* n. sp. (*Ann. Parasitol.*, Paris, T. VI, pp. 284-290, 5 fig.)
1928. FISCHER (E.). Association chez le Crabe d'un tissu parasite et d'une trame conjonctive analogue à certains processus tumoraux. (*Bull. Ass. franç. Etude Cancer*, Paris, T. XVII, pp. 468-470, 1 fig.)
1932. GEBHARDT (A.-V.). Histologische Struktur des Caraben-Blutes. (*Z. Zellf. mikr. Anat.*, Berlin, T. XV, pp. 530-539, 11 fig.)
1921. GOETGHEBUER (M.). Chironomides de Belgique et spécialement de la zone des Flandres. (*Mém. Mus. Hist. Nat. Belg.*, Bruxelles, T. VIII, pp. 1-208.)
1928. — Diptères (Nématocères), *Chironomidae III, Chironomariae*. (*Faune de France*, Paris, Lechevalier, XVIII, 174 pp., 275 fig.)
1932. — Diptères, *Chironomidae IV (Orthocladinae, Corynoneurinae, Clunioninae, Diamesinae)*. (*Faune de France*, Paris, Lechevalier, XXIII, 204 pp., 315 fig.)
1871. GRABER (V.). Über die Blutkörperchen der Insekten. (*Sitz. Ber. Akad. Wiss.*, Wien, T. LXIV, pp. 9-44, 1 pl.)
1935. GRASSÉ (P.-P.). Parasites et Parasitisme. (Paris, Colin, 224 pp., 26 fig.)
1938. GRASSÉ (P.-P.) et LESPÉRON (Mlle L.). Notes histologiques et biologiques sur une larve de Coléoptère termitophile, *Troctontus silvestrii* n. sp. (*Arch. Zool. exp. gen.*, Paris, T. LXXIX, pp. 463-486, 1 pl., 9 fig.)
1914. GRIPEKOVEN (H.). Minierende Tendipediden. (*Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart, Suppl., T. II, pp. 129-230, 4 pl., 92 fig.)
- 1923-25 a. GROS (A.-J.). Études sur les premiers stades des Éphémères du Jura français. *Ecdyonurus forcipula*. (*Ann. Biol. lacustre*, Bruxelles, T. XII, pp. 49-74, 12 fig.; T. XIV, pp. 53-87, 9 fig.)
- 1925 b. — Quelques conseils pour les élevages en aquarium des larves des Éphémères. (*Ann. Biol. Lacustre*, Bruxelles, T. XIV, pp. 49-52.)
1925. HANDLIRSCH (A.). Paleontologie. (*In : Schröder Handb. Entomologie*, Jena, Fischer, T. III, pp. 117-306, 185 fig.)
1931. HEBERDEY (R.-F.). Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichende Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten. (*Z. Morph. Ökol. Tiere*, Berlin, T. XXII, pp. 416-586, 85 fig.)
1925. HEIKERTINGER (F.). Züchtung der Amphibiotica. I. Ephemerida. (*Abderhalden biol. Arbeitsmethoden*, Berlin, Urban et Schwarzenberg, Abt. IX, Teil 1, Lief. 182, pp. 87-88.)
1904. HENNEGUY (F.). Les Insectes. (Paris, Masson, 804 pp., 4 pl., 622 fig.)
1906. HÉRUBEL (M.). Sur une tumeur chez un Invertébré (*Sipunculus nudus*). (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CXLIII, p. 979.)
1931. HOFFMANN (Mme C.-H.). Chironomid larvae associated with Watersnails. (*Bull. Brooklyn. Ent. Soc.*, New. Ser. T. XXVI, pp. 71-75, 1 fig.)
1932. HOLDAWAY (F.-G.) et SMITH (F.-H.). A relation between size of host puparia and sex ratio of *Alysia manducator*. (*Austral. J. Exper. Biol. Med. Sc.*, Adelaïde, T. X, pp. 247-259.)
1933. — Alteration of sex ratio in... *Tribolium confusum*, following starvation of newly hatched larvae. (*Austral. J. Exper. Biol. Med. Sc.*, Adelaïde, T. XI, pp. 35-43.)

1909. HOLLANDE (A.-Ch.). Contribution à l'étude du sang des Coléoptères. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, 5^e Sér., T. II, pp. 271-294, 1 pl.)
1911. — Étude histologique comparée du sang des Insectes à hémorrhée et des Insectes sans hémorrhée. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, 5^e Sér., T. VI, pp. 283-323, 2 pl., 12 fig.)
- 1920 a. — La formation du pigment noir (mélanine) au cours de la phagocytose chez les Insectes. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. LXXXIII, p. 726.)
- 1920 b. — Réactions des tissus du *Dytiscus marginalis* L. au contact de larves de Distome enkystées et fixées aux parois du tube digestif de l'Insecte. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, T. LIX, pp. 543-563, 12 fig.)
1930. — La digestion des Bacilles tuberculeux par les leucocytes du sang des Chenilles. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, T. LXX, pp. 231-280, 1 pl., 3 fig.)
1907. HOLMGREN (N.). Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve (*M. ancyliformans* n. sp.). (*Z. wiss. Zool.*, Leipzig, T. LXXXVIII, pp. 1-76, 5 pl.)
1931. HOSSELET (C.). Contribution à l'étude du Chondriome chez les Insectes. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, T. LXXII, pp. 1-273, 1 pl., 161 fig.)
1933. HSU (Y.-C.). Some new morphological findings [in Ephemeroptera. (*Trav. Ve Congr. Intern. Ent.* Paris, pp. 361-368, 2 pl.)
1927. HUBAULT (E.). Contributions à l'étude des Invertébrés torrenticoles. (*Bull. Biol. France, Belg.*, Paris, T. suppl. IX, 388 pp., 10 pl., 62 fig.)
1918. HUFNAGEL (Mme A.). Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (*Hyponomeuta padella*). (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, T. LVII, pp. 47-202, 4 pl., 104 fig.)
1935. IDE (F.-P.). Postembryological development of Ephemeroptera (Mayflies). External characters only. (*Canad. J. Res.*, Ottawa, T. XII, pp. 433-478, 13 pl.)
1925. IWASKI (Y.). Sur le déclenchement expérimental des ondes de cinèses dans le sang de quelques Insectes. (*Ann. Physiol. Physicochim. biol.*, Paris, T. I, pp. 580-595.)
1927. — Sur quelques phénomènes provoqués chez les Chenilles de Papillons par l'introduction de corps étrangers. (*Arch. Anat. micr.*, Paris, T. XXIII, pp. 319-346, 2 pl., 9 fig.)
1926. JEANNEL (R.). Monographie des *Trechinae*. (*Abeille*, Paris, T. XXXII, pp. 221-550, 336 fig.)
1936. JONES (D.-F.). Tumors in *Drosophila melanogaster* resulting from somatic segregation. (*Science*, New-York, T. LXXXIV, p. 135.)
1932. JUGA (Mme V.). Les mécanismes sécrétoires dans les trophocytes des larves de Chironomides à hémoglobine. (*Arch. Roum. Path. exp. Microbiol.*, Bucarest, T. V, pp. 579-642, 7 pl.)
1935. — Observations sur la métamorphose de *Chironomus genuinus*. (*Arch. Roum. Path. exp. Microbiol.*, Bucarest, T. VIII, pp. 155-187, 4 pl.)
1928. JULLIEN (A.). De certaines tumeurs et inflammations du manteau de la Seiche. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, T. LXVII; N. et R., pp. 139-158, 3 fig.)

1915. KEILIN (D.). Recherches sur les larves de Diptères Cyclorhaphes. (*Bull. Sc. France, Belg.*, Paris, T. XLIX, pp. 15-198, 16 pl., 27 fig.)
1925. KIEFFER (J.-J.). Deux genres nouveaux et plusieurs espèces nouvelles du groupe des *Orthocladariæ* (Diptères, Chironomides). (*Ann. Soc. Sc.*, Bruxelles, T. XLIV, pp. 555-566.)
1909. KLAPALEK (F.). Ephemerida. (*Brauer Süßwasserf. Deutschl.*, Jena, Fischer, H. 8, 32 pp., 53 fig.)
1908. KOLLMANN (M.). Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, Paris, 9^e Sér., T. VIII, pp. 1-240, 2 pl., 25 fig.)
1920. KOMAREK (J.). Nymphy Ceskych Jepic. II. *Ecdyurus lateralis*. (*Acta Soc. Ent. Cech.*, Prague, T. XVII, pp. 59-62, 4 fig.)
1935. KOSTITZIN (V.-A.). Sur la relation entre le sexe et le nombre de parasites dans le même hôte. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CCI, p. 624.)
1924. KOSTITSKY (Mlle), TOUMANOFF (Mme) et METALNIKOV (S.). *Bacterium tumefaciens* chez la chenille de *Galleria mellonella*. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CLXXIX, p. 225.)
1919. KOWALSKI (J.). Cinèses atypiques dans les cellules adipeuses de larves de *Pyrrhocoris apterus*... (*Cellule*, Louvain, T. XXX, pp. 83-118, 2 pl.)
1922. KREUSCHER (A.). Der Fettkörper und Enocyten von *Dytiscus marginalis*. (*Z. wiss. Zool.*, Leipzig, T. CXIX, pp. 247-284, 27 fig.)
1927. KRIEBEL (O.). Contribution à l'étude du corps adipeux des Chironomides. Larve et nymphe. (*Pub. Fac. Sc. Univ. Masaryk*, Brno, fasc. 88, 15 pp., 1 pl., 6 fig.)
1921. KUDO (R.). Studies on Microsporidia. (*J. Morph.*, Philadelphia, T. XXXV, pp. 153-193, 5 pl.)
1934. LABBÉ (A.). Néogenèses expérimentales chez les *Doris* par introduction de stylets de celloïdine pure ou goudronnée. (*Bull. Ass. franç. Etude Cancer*, Paris, T. XXIII, pp. 647-685, 13 fig.)
1922. LADREYT (F.). Sur une tumeur cancéreuse du Siponcle. (*Bull. Inst. Océanogr.*, Monaco, Nr. 405, 8 pp.)
1932. LANGE (H.-H.). Die Phagocytose bei Chironomiden. (*Z. Zellf. mikr. Anat.*, Berlin, T. XVI, pp. 753-805, 21 fig.)
1933. LARTCHENKO (Mme K.). Die Unempfänglichkeit der Raupen von *Loxostege sticticalis* und *Pieris brassicae* gegen Parasiten. (*Z. Parasitenkunde*, Berlin, T. V, pp. 679-707, 13 fig.)
1925. LAZARENKO (Mme T.). Die Morphologische Bedeutung der Blut und Bindegewebeelemente der Insekten. (*Z. mikr. anat. Forsch.*, Leipzig, T. III, pp. 409-499, 44 fig.)
1926. LÉGER (L.). Une Microsporidie nouvelle à sporontes épineux. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CLXXXII, p. 727, 1 fig.)
1902. LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.). Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, 3^e Sér., T. X; N. et R., pp. 36-42.)

1923. LENZ (F.). Die terrestrischen Jugendstadien der Chironomidengattung *Phaenocladius* und verwandte Formen. (*Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart, T. XIV, pp. 453-469, 1 pl.)
1938. — Die Gattung *Parachironomus*. Beschreibung der Larve und Puppe von *P. varus* Gtgh. nebst einer Übersicht über die Gattung. (*Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart, T. XXXII, pp. 700-714, 18 fig.)
1937. LESPÉRON (Mlle L.). Recherches cytologiques et expérimentales sur la sécrétion de la soie et sur certains mécanismes excréteurs chez les Insectes. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, T. LXXIX, 156 pp., 5 pl., 36 fig.)
1916. LESTAGE (J.-A.). Contribution à l'étude des larves des Éphémères paléarctiques. (*Ann. Biol. lacustre*, Bruxelles, T. VIII, pp. 213-458, 54 fig.)
1924. — Deux nouveaux cas de commensalisme chez des larves aquatiques de Chironomides. (*Bull. Soc. ent. Belg.*, Bruxelles, T. VI, p. 62.)
1927. LIPINA (N.). Die Chironomidenlarven des Oka-Bassins. (*Murom. Arb. Biol.* Oka-Station, T. IV, pp. 72-122; T. V, pp. 37-48.)
1930. LISON (L.). Recherches histophysiologiques sur les amibocytes des Échinodermes. (*Arch. Biol.*, Liège, T. XL, pp. 175-203, 7 fig.)
1936. LOCKHART-MUMMERY (J.-P.). L'origine du Cancer. (Paris, Gallimard, 222 pp., 28 fig.)
- 1863-66. LUBBOCK (J.). On the development of *Cloëon dimidiatum*. (*Trans. Linn. Soc.*, London, T. XXIII, p. 61; T. XXV, pp. 477-492, 4 pl.)
1933. MATHIAS (P.) et BOULLE (Mlle L.). Sur une larve de Chironomide (Diptère) parasite d'un Mollusque. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CXCVI, p. 1744.)
1927. MAXIMOW (A.). Bindegewebe und Blutbildende Gewebe. (*In : Möllendorff Handbuch Mikroskopischen Anatomie Menschen*, Berlin, Springer, T. II, Feil. 1, pp. 232-583, 133 fig.)
1933. MAYER (K.). Zur Imaginalbiologie der Ceratopogoniden. (*Deutsch. ent. Z.*, Berlin, 1933, pp. 56-63.)
1934. — Die Metamorphose der *Ceratopogonidae* (Dipt.). (*Arch. Naturgesch.*, Leipzig, N. F., T. III, pp. 205-288, 93 fig.)
1908. MERCIER (L.). Néoplasie du tissu adipeux chez des Blattes (*Periplaneta orientalis*), parasitées par une Microsporidie. (*Arch. Protistenk.*, Jena, T. XI, pp. 372-381, 1 pl.)
1911. MESNIL (F.) et CAULLERY (M.). Néoformations papillomateuses chez une Annélide (*Potamilla torelli*) dues probablement à l'influence de parasites. (*Bull. Sc. France Belg.*, Paris, T. XLV, pp. 89-105, 2 pl.)
1908. MÉTALNIKOV (S.). Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, 4^e Sér. T. VIII, pp. 489-588, 5 pl., 15 fig.)
1927. — L'infection microbienne et l'immunité chez la Mite des Abeilles, *Galleria mellonella*. (*Monagr. Inst. Pasteur*, Paris, Masson, 140 pp., 22 fig.)
1929. MÉTALNIKOV (S.) et CHORINE (V.). On the natural and acquired immunity of *Pyrausta nubilalis*. (*Intern. Corn Borer Invest. Sc. Rep.*, Chicago, T. II, pp. 22-38.)

1922. MÉTALNIKOV (S.) et GOSCHEN (H.). Immunité cellulaire et humorale chez la Chenille. (*Ann. Inst. Pasteur*, Paris, T. XXXVI, pp. 233-252, 1 pl.)
1928. METCALF (M.-M.). Cancer? in certain Protozoa. (*Amer. J. Trop. Med.*, Baltimore, T. VIII, pp. 545-557, 44 fig.)
1892. METCHNIKOFF (E.). Leçons sur la pathologie comparée de l'Inflammation (Paris, Masson, 239 pp., 3 pl., 65 fig.)
1931. MEYER (E.). Über den Blutkreislauf der Ephemeriden. (*Z. Morph. Ökol. Tiere*, Berlin, T. XXII, pp. 1-52, 38 fig.)
1900. MIALL (L.-C.) et HAMMOND (A.-R.). The structure and life-history of the Harlequin Fly (*Chironomus*). (Oxford, Clarendon, 196 pp., 129 fig.)
1925. MORGAN (T.-H.), BRIDGES (C.-B.), STURTEVANT (A.-H.). The Genetics of *Drosophila*. (*Bibliographia Genetica*, La Haye, T. II, pp. 1-262, 6 pl., 62 fig.)
1937. MÜLLER (R.). Entomologische Studien über die Erblichkeit bei bösartigen Geschwülsten. (*Ent. Rdsch.*, Stuttgart, T. LIV, pp. 304-306.)
1920. MUNSTERHJELM (G.). Om Chironomidernas äggläggning och äggrupper. (*Acta Soc. Fauna Flora Fenn.*, Helsingforsiae, T. XLVII, pp. 1-174, 5 pl., 12 fig.)
1922. MURPHY (H.-E.). Notes on the biology of some of our North American species of Mayflies. (*Bull. Lloyd Libr.*, Cincinnati, T. XXII, Ent. Ser. 2, pp. 1-46, 7 pl.)
1935. MURRAY (F.-W.) et TIEGS (O.-W.). The metamorphosis of *Calandria oryzae*. (*Quart. J. micr. Sc.*, London, N. Ser., T. LXXVII, pp. 405-495, 5 pl., 20 fig.)
1924. MUTTKOWSKI (R.-A.). Studies on the blood of Insects. II. The structural elements. (*Bull. Brooklyn. Ent. Soc.*, T. XIX, pp. 4-19, 1 pl.)
1917. NAKAHARA (W.). Preliminary note on the nuclear division in the adipose cells of Insects. (*Anat. Rec.*, Philadelphia, T. XIII, pp. 81-86, 11 fig.)
1932. NEAVE (F.). A study of the Mayflies (*Hexagenia*) of Lake Winnipeg. (*Contr. Canad. Biol. Fish.*, Toronto, N. Ser., T. VII, pp. 177-201, 10 fig.)
1935. NEEDHAM (J.-G.), TRAVER (J.-R.), Hsu (Yin-Chi). The biology of Mayflies. (Ithaca, N. Y., *Comstock Publ. Comp.*, 759 pp., 40 pl., 168 fig.)
1931. PAGAST (F.). Chironomiden aus der Bodenfauna des Usma-Sees in Kurland. (*Folia zool. hydrobiol.*, Riga, T. II, pp. 199-248.)
1934. — Über die Metamorphose von *Chironomus xenolabis*, eines Schwammparasiten. (*Zool. Anz.*, Leipzig, T. CV, pp. 155-158, 6 fig.)
- 1919 a. PAILLOT (A.). Cytologie du sang des chenilles de Macrolépidoptères. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CLXIX, p. 202.)
- 1919 b. — La karyokinétose, nouvelle réaction d'immunité naturelle observée chez les chenilles de Macrolépidoptères. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CLXIX, p. 396.)
1933. — L'infection chez les Insectes. Immunité et Symbiose. (Trévoux, G. Patis-sier, 535 pp., 279 fig.)
- 1935 a. — Nodules leucocytaires et processus réactionnels divers chez les Vers à soie infectés expérimentalement avec *Streptococcus bombycis*. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CC, p. 963.)
- 1935 b. — Nouvel Ultravirus parasite d'*Agrotis segetum* provoquant une prolifération des tissus infectés. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. CCI, p. 1062.)

1936. — Contribution à l'étude des maladies à Ultravirus des Insectes. (*Ann. Epiphyt. Phytogénét.*, Paris, N. Sér., T. II, pp. 341-379, 36 fig.)
1928. PAILLOT (A.) et NOËL (R.). Recherches histophysiologiques sur les cellules péricardiales et les éléments du sang des larves d'Insectes. (*Bull. Hist. appl. Pathol. Technique*, Lyon, T. V, pp. 105-128, 5 fig.)
1884. PALMÉN (J.-A.). Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insecten. (Leipzig, Engelmann, 108 pp., 5 pl.)
1898. PANTEL (J.). Le *Thrixion halydaianum*, Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve du groupe des Tachinaires. (*Cellule*, Louvain, T. XV, pp. 7-290, 6 pl.)
- 1910-13. — Recherches sur les Diptères à larves entomobies. (*Cellule*, Louvain, T. XXVI, pp. 25-216, 5 pl.; T. XXIX, pp. 5-289, 7 pl.)
1919. PAUSE (J.). Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von *Chironomus gregarius*. (*Zool. Jahrb. Allg. Zool. Physiol.*, Jena, T. XXXVI, pp. 339-452, 2 pl., 22 fig.)
1920. PELSENEER (P.). Les variations et leur hérédité chez les Mollusques. (*Mém. Ac. Royale Belg.*, Bruxelles, T. V, 826 pp., 287 fig.)
1902. PÉREZ (Ch.). Contribution à l'étude des métamorphoses. (*Bull. Sc. France Belg.*, Paris, T. XXXVII, pp. 195-427, 3 pl., 29 fig.)
1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides : *Calliphora erythrocephala*. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, 5^e Sér., T. IV, pp. 1-274, 16 pl., 162 fig.)
1907. PHILIPTSCHENKO (J.). Anatomische Studien über Collembola. (*Z. wiss. Zool.*, Leipzig, T. LXXXV, pp. 270-304, 2 pl.)
1938. PHILLIP (P.). Experimentelle Studien zur Oekologie von *Chironomus thummi* Kieff. (*Zool. Anz.*, Leipzig, T. CXXII, pp. 237-245, 5 fig.)
1913. PICADO (C.). Les Broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. (*Bull. Sc. France Belg.*, Paris, T. XLVII, pp. 215-360, 21 pl., 54 fig.)
1924. POISSON (R.). Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. (*Bull. Biol. France, Belg.*, Paris, T. LVIII, pp. 49-305, pl. 35 fig.)
1928. — Sur une infection à Microsporidie chez la Nèpe cendrée. La réaction des tissus de l'hôte. (*Arch. Zool. exp. gén.*, Paris, T. LXVII; N. et R., pp. 129-137, 4 fig.)
1910. POSPELOV (V.). [Die postembryonale Entwicklung und die imaginale Diapause bei Lepidopteren.] [Russe.] (*Schr. Naturf. Ges.*, Kiev, T. XXI, pp. 163-418, 7 pl.)
1915. POTTHAST (A.). Über die Metamorphose der *Orthocladus*-Gruppe. (*Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart, Suppl., T. II, pp. 243-376, 169 fig.)
1910. POYARKOFF (E.). Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (La Galéruque de l'Orme). (*Arch. Anat. micr.*, Paris, T. XII, pp. 333-474, 69 fig.)
1929. REDAELLI (P.). Il problema dell'apparato reticolo-istiocitario negli Invertebrati studiato particolarmente nella larva di *Galleria mellonella*. (*Bol. Soc. Med. Chir.*, Pavia, T. XLIII, pp. 39-63, 2 pl.)

1927. RIBEIRO (S.). A Note on a Simulid larva found associated with a Mayfly nymph. (*J. Proc. Asiat. Soc., Bengal*, N. Ser., T. XXII, pp. 69-70, 1 pl.)
1932. RIES (E.). Experimentelle Symbiosestudien. I. Mycetomtransplantationen. (*Z. Morph. Ökol. Tiere*, Berlin, T. XXV, pp. 184-234, 22 fig.)
1937. ROOSEBOOM (M.). Contribution à l'étude de la cytologie du sang de certains Insectes, avec quelques considérations générales. (*Arch. Néerl. Zool.*, Leyde, T. II, pp. 432-559, 6 pl.)
1933. ROUSSY (G.), LEROUX (R.), OBERLING (Ch.). Précis d'Anatomie Pathologique. (Paris, Masson, T. I, II, 1.344 pp., 582 fig.)
1887. RYDER (J.-A.). On a Tumor in the Oyster. (*Proc. Acad. Nat. Sc.*, Philadelphia, T. XXXIX, pp. 25-27.)
1935. SADLER (W.-O.). Biology of the midge *Chironomus tentans* and methods for its propagation. (*Cornell. Univ. Agric. exp. Sta. Mem.*, n° 173, 25 pp., 2 pl., 2 fig.)
1925. SAMAL (J.). Nymphy Ceskych Jopic. (*Acta Soc. Ent. Cech.*, Prague, T. XXII, pp. 6-11, 1 pl.)
1924. SAUNDERS (L.-G.). On the life-history and the anatomy of the early stages of *Forcipomyia* (Dipt. Nemat. Ceratopogoninae). (*Parasitology*, Cambridge, T. XVI, pp. 164-213, 3 pl., 26 fig.)
1889. SCHAEFFER (C.). Über Blutbildungsherde bei Insectenlarven. (*Zool. Jahrb. Anat. Ont.*, Jena, T. III, pp. 611-652, 2 pl.)
1928. SCHMIEDER (R.-G.). Observations on the fat-body in Hymenoptera. (*J. Morph.*, Philadelphia, T. XLV, pp. 121-185, 6 pl.)
1923. SCHNELLE (H.). Über den feineren Bau des Fettkörpers bei der Honigbiene. (*Zool. Anz.*, Leipzig, T. LVII, pp. 172-179.)
- 1930 a. SCHENEMUND (E.). Die Unterscheidung der Ephemeropteren Gattungen *Heptagenia* und *Ecdyonurus*. (*Zool. Anz.*, Leipzig, T. XC, pp. 45-48.)
- 1930 b. — Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. (*Dahl. Tierw. Deutschl.*, Jena, Fischer, Teil 19, 106 pp., 186 fig.)
1935. SEYRIG (A.). Relations entre le sexe de certains Ichneumonides et l'hôte aux dépens duquel ils ont vécu. (*Bull. Soc. Ent. France*, Paris, T. XL, pp. 67-70.)
1901. SINÉTY (R. de). Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes. (*Cellule*, Louvain, T. XIX, pp. 119-278, 5 pl.)
1934. SMITH (G.-M.). A mesenchymal tumor in an Oyster (*Ostrea virginica*). (*Amer. J. Cancer*, T. XXII, pp. 838-841, 5 fig.)
1918. STARK (Miss M.-B.). An hereditary tumor in the Fruit-fly, *Drosophila*. (*J. Cancer Res.*, Baltimore, T. III, pp. 279-300, 1 pl., 1 fig.)
- 1919 a. — An hereditary tumor. (*J. exp. Zool.*, Philadelphia, T. XXVII, pp. 508-529, 3 pl.)
- 1919 b. — A benign tumor that is hereditary in *Drosophila*. (*Proc. Nat. Acad. Sc.*, Washington, T. V, pp. 573-580, 5 fig.)
- 1919 c. — A benign tumor hereditary in *Drosophila*. (*Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, New-York, T. XVII, pp. 51-52.)

1928. — An infiltrating tumor in *Drosophila*. (*Anat. Rec.*, Philadelphia, T. XXXVIII, pp. 62-63.)
1933. — The development and minute structure of certain hereditary tumors in *Drosophila*. (*Anat. Rec.*, Philadelphia, T. suppl. LV, p. 38.)
1926. STARK (Miss M.-B.) et BRIDGES (C.-B.). The linkage relations of a benign tumor in *Drosophila*. (*Genetics*, Menasha, T. XI, pp. 249-266.)
1930. STARK (Miss M.-B.) and MARSHALL (Miss A. K.). The bloodforming organ of the larva of *Drosophila melanogaster*. (*Journ. Amer. Inst. Homeopathy*, T. XXIII, pp. 1204-1206, 5 fig.)
1907. STEINMANN (P.). Die Tierwelt der Gebirgsbäche, eine faunistische biologische Studie. (*Ann. Biol. lacustre*, Bruxelles, T. II, pp. 30-162.)
1931. STERN (N.-A.). [Formation of a peculiar parenchymatous tissue in *M. domestica* upon feeding with amonia carmin.] [Russe, rés. allem.]. (*Bull. Acad. Sc. U. R. S. S.*, Leningrad, 1931, pp. 1347-1370, 1 pl.)
1924. SULC (K.) et ZAVREL (J.). [Über epoikische und parasitische Chironomiden-larven.] [tchèque, rés. allem.]. (*Acta Soc. Sc. Nat. Morav.*, Brno, T. I, fasc. 9, 39 pp., 19 fig.)
1934. SZABO (J.) et SZABO (Mme M.). Epitheliale Geschwulstbildung bei einem wierbellosen Tier, *Limax flavus*. (*Z. Krebsforsch.* T. XL, pp. 540-545, 3 fig.)
1936. TAUBER (O.-E.). Mitosis of circulating cells in the hemolymph of the roach, *Blatta orientalis*. (*Iowa St. Coll. J. Sc.*, Des Moines, T. X, pp. 431-439, 3 fig.)
1935. TAYLOR (A.). Experimentally induced changes in the cell complex of the blood of *Periplaneta americana*. (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, Columbus, T. XXVIII, pp. 135-145, 5 fig.)
1938. TCHAKHOTINE (S.). Cancérisation expérimentale des éléments embryonnaires, obtenue sur des larves d'Oursins. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. CXXVII, pp. 1195-1197.)
1930. TCHANG (Yung-Taï). Sur les mitoses multipolaires dans les cellules épithéliales de l'intestin postérieur de *Galleria mellonella* pendant la métamorphose. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. CIII, p. 229, 1 fig.)
1931. TEISSIER (G.). Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. (*Trav. Stat. Biol. Roscoff*, Paris, Fasc. 9, pp. 29-238.)
1921. THIENEMANN (A.). Die Metamorphose der Chironomidengattungen *Camptocladius*, *Dyscamptocladius* und *Phaenocladius*... (*Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart, T. suppl. II, pp. 809-850, 23 fig.)
- 1934 a. — Chironomiden-Metamorphosen. VIII. *Phaenocladius*. (*Encycl. Ent.*, Paris, Lechevalier, Sér. B, II. Diptera, T. VII, pp. 29-46.)
- 1934 b. — Eine gesteinsbildende Chironomide. (*Lithotanytarsus emarginatus*, Goet.). (*Z. Morph. Ökol. Tiere*, Berlin, T. XXVIII, pp. 480-496, 9 fig.)
1916. THIENEMANN (A.) et ZAVREL (J.). Die Metamorphose der Tanypinen. (*Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart, T. suppl. II, pp. 566-654, 96 fig.)
- 1930 a. THOMAS (J.-A.). Sur la répartition aux environs de Roscoff d'une néoplasie de *Nereis diversicolor*. Essai écologique. (*Bull. Biol. France, Belg.*, Paris, T. LXIV, pp. 332-354, 3 fig.)

- 1930 b. — Étude d'un processus néoplasique chez *Nereis diversicolor* dû à la dégénérescence des oocytes et quelquefois des soies. (*Arch. Anat. Micr.*, Paris, T. XXIV, pp. 251-333, 2 pl., 20 fig.)
- 1932 a. — Contribution à l'étude des réactions de quelques Invertébrés à l'inoculation de substances à propriétés cancérogènes et du *Bact. tumefaciens*. (*Ann. Inst. Pasteur*, Paris, T. XLIX, pp. 234-274, 16 fig.)
- 1932 b. — Les réactions tumorales des Invertébrés. (*Bull. Soc. Philom.*, Paris, T. CXV, pp. 70-88.)
1923. TONNOIR (A.). Le cycle évolutif de *Dactylocladius commensalis* n. sp., Chironomide à larve commensale d'une larve de Blépharocérider, *Neocurupira hudsoni*. (*Ann. Biol. lacustre*, Bruxelles, T. XI, pp. 279-281, 21 fig.)
1930. UÉNO (Masuzo). [May-fly nymph and Chironomid larva.] [Japonais]. (*Trans. Kansai Ent. Soc.*, T. I, pp. 46-48, 2 fig.)
1923. ULMER (G.). Zucht der Trichoptera, Lepidoptera, Ephemeroptera, Plecoptera. (*Abderhalden biol. Arbeitsmethoden*, Berlin, Urban et Schwarzenberg, Abt. IX, Teil 2, Lief. 173, pp. 289-290.)
1929. — Eintagsfliegen (Ephemeroptera, Agnatha). (*Tierw. Mitteleurop.*, Leipzig, Quelle-Meyer, Insekten, 1 Teil, IV Bd., Lief. 1 b, 43 pp., 150 fig.)
1931. VANDEL (A.). La Parthénogenèse. (Paris, Doin, 412 pp., 42 fig.)
1932. — Le sexe des parasites dépend-il du nombre d'individus renfermés dans le même hôte? (*Livre Centenaire, Soc. Ent. France*, Paris, pp. 245-252.)
1935. — Relation entre le sexe des Hyménoptères parasites et la taille de leurs hôtes. (*Bull. Soc. Ent. France*, Paris, T. XL, pp. 136-137.)
1902. VANEY (C.). Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. (*Ann. Univ. Lyon, Sc. Med.*, Fasc. 9, pp. 1-178, 4 pl.)
1882. VAYSSIÈRE (A.). Recherches sur l'organisation des larves des Éphémérides. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, Paris, 6^e Sér., T. XIII, pp. 1-137, 11 pl.)
1928. VOÏNOV (Mme V.). La pigmentogenèse chez les larves de *Simulium*. (*Arch. Zool. Exp. gén.*, Paris, T. LXVII, pp. 223-258, 4 pl.)
1931. VOUKASSOVITCH (H. et P.). Sur la lutte pour la possession de l'hôte chez les larves d'ectoparasites solitaires. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. CVI, pp. 697-700.)
1892. WHEELER (W.-M.). Concerning the blood tissue of the Insecta. (*Psyche*, Boston, T. VI, pp. 216-220, 233-236, 253-258, 1 pl.)
1886. WIELOWIEJSKI (H.). Über das Blutgewebe der Insekten. (*Z. wiss. Zool.*, Leipzig, T. XLIII, pp. 512-536.)
1889. WILLIAMS (J.-W.). A tumor in the fresh-water Mussel, *Anodonta cygnea*. (*J. Anat. Physiol.*, T. XXIV, pp. 307-308.)
1924. WILSON (J. T.). Two new hereditary tumors in *Drosophila melanogaster*. (*Genetics*, Brooklyn, T. IX, pp. 343-362, 16 fig.)
1907. ZAVREL (J.). Die Augen einiger Dipterenlarven und Puppen. (*Zool. Anz.*, Leipzig, T. XXXI, pp. 247-255, 13 fig.)
- 1915-16. — Zur Morphologie der Tendipedidenlarven. (*Z. wiss. Insektenbiol.*, Berlin, T. XI, pp. 320-323, 3 fig.; T. XII, pp. 1-5, 80-83, 2 fig.)

- 1926 a. — [Metamorphose einiger neuen Chironomiden. Imagendiagnosen von J.-J. KIEFFER.] [Tchèque, rés. allem.]. (*Acta Soc. Sc. Nat. Morav. Brno*, T. III, fasc. 8, pp. 251-282, 7 fig.)
- 1926 b. — *Tanytarsus connectens*. (*Publ. Fac. Sc. Univ. Masaryk, Brno*, n° 65, 47 pp., 1 pl., 10 fig.)
1911. ZAWARZIN (A.). Das Herz der *Aeschna*-Larven. (*Z. wiss. Zool.*, Leipzig, T. XCVII, pp. 481-510, 2 pl.)
- 1921 a. ZOTTA (G.). La granulation azurophile dans les leucocytes de *Carausius morosus* et de la chenille de *Galleria mellonella*. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. LXXXIV, p. 928.)
- 1921 b. — Sur la plage azurophile des leucocytes de *Pyrrohocoris apterus*. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. LXXXIV, p. 1030.)
1929. ZOTTA (G.) et IONESCO (C.). Sur l'inversion de la formule leucocytaire dans l'inanition. (*Arch. Roum. Path. exp. Microbiol.*, Bucarest, T. II, pp. 275-290.)
1933. ZOTTA (G.) et TEDOORESCO (Mlle A.-M.). Formule leucocytaire de la chenille de *Galleria mellonella* infectée par *Leptomona pyrrhocoris*. (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, T. CXIV, p. 314.)

EXPLICATION DES PLANCHES

Tous les dessins, de même que ceux du texte, sont effectués à la chambre claire. Sauf indications contraires, toutes les figures *in toto* sont faites d'après des animaux fixés. Technique employée pour toutes les coupes figurées: Bouin alcoolique, hématoxyline ferrique, érythrosine.

PLANCHE I

Symbiocladius rhithrogenae ♂ et ♀, métamorphoses

Abréviations. — *a*, alle; *b*, balancier; *eg*, ébauche génitale; *ma*, muscles alaires; *ol*, œil larvaire; *p₁-p₃*, pattes des paires 1 à 3; *sc*, sclérite mésothoracique; *st*, stigmate mésothoracique.

FIG. 1. Imago ♂, position de repos, vue dorsale.

FIG. 2. Imago ♀, position de repos, *idem*.

FIG. 3. Nymphé ♂ avancée, côté gauche.

FIG. 4. Nymphé ♀ avancée, *idem*.

FIG. 5. Larve ♂ en fin de croissance, *idem*.

FIG. 6. Larve ♀ en fin de croissance, *idem*.

FIG. 7. Sclérite mésothoracique gauche d'une nymphé ♀ venant d'éclore.

Fig. 1-6. ×30; fig. 7. ×440.

PLANCHE II

Symbiocladius, morphologie larvaire, migration des yeux

Abréviations. — *a*, disque imaginal de l'aile; *aa*, aorte antérieure; *ac*, aréole claire; *av*, anastomose des branches trachéennes ventrales; *b*, disque imaginal du balancier; *bd*, branche dorsale viscérale des trachées; *be*, branche trachéenne externe; *bi*, branche trachéenne interne; *bs*, bourgeons sétigères; *bu*, branche trachéenne ventrale; *c*, côlon; *cc*, crura cerebri; *cd*, cordon adipeux dorsal; *cl*, cordon adipeux latéral; *cs*, conduit salivaire; *ct*, chambre stomacale; *dt*, branche dorsale tégumentaire des trachées; *eg*, ébauche génitale; *es*, ébauche des stigmates abdominaux; *g*, gonade; *ga₁*, *ga₇*, ganglion abdominal 1, 7; *gc*, ganglions cérébroïdes; *gt₁*, ganglion thoracique 1; *i*, iléon; *im*, intestin moyen; *lv*, cordon adipeux latéro-ventral; *o*, ostiole; *oa*, ocelle antérieur; *od*, œil droit; *oe*, œsophage; *og*, œil gauche; *op*, ocelle postérieur; *p₁-p₃*, disques imaginaires des pattes 1 à 3; *pa*, papilles anales; *pi*, plissements internes; *pt*, plexus tégumentaire latéro-dorsal des trachées; *pv*, proventricule; *r*, rectum; *rg*, rameau trachéen gonadique; *rt*, rameau trachéen tégumentaire; *rv*, rameau trachéen viscéral; *sd*, glande salivaire droite; *sg*, glande salivaire gauche; *sh*, nappe adipeuse sous-hypodermique; *so*, ganglion sous-œsophagien; *ti*, rudiment du tube initial; *tM*, tubes de Malpighi; *v*, valvule; *vd*, vaisseau dorsal; *vo*, valvule œsophagienne; *y*, yeux larvaires.

- FIG. 8. Larve au milieu du I^{er} stade, montrant la topographie du tissu adipeux; côté gauche, *in vivo*, anesthésie à l'alcool à 10°. ×220.
- FIG. 9. Larve au début du II^e stade, organisation interne vue par transparence; *idem*. ×210.
- FIG. 10. Larve au commencement du III^e stade, disposition du système trachéen; *idem*. ×130.
- FIG. 11. Larve au début de son IV^e et dernier stade, côté gauche. ×68.
- FIG. 12. Extrémité antérieure d'une larve au I^{er} stade, montrant l'emplacement normal des yeux et l'absence de plissements internes devant les ganglions cérébroïdes; côté gauche. ×320.
- FIG. 13-15. Larves au I^{er} stade, trois phases de la migration des yeux dans le prothorax, précédant la première mue larvaire; remarquer les plissements internes de plus en plus abondants formés devant les ganglions cérébroïdes; côté gauche. ×320.
- FIG. 16. Détail de l'œil gauche légèrement déplacé d'une larve au I^{er} stade; *in vivo*. ×1050.
- FIG. 17. Disque imaginal de la 1^{re} patte gauche d'une larve au III^e stade, disque surmonté par un groupe de trois poils, vestige sensoriel des pattes larvaires; *in vivo*. ×540.

PLANCHE III

Symbiocladius, développement sur les Ephémères-hôtes

Abréviations. — *bt*, bourrelet tumoral; *le*, larvule errante; *tp*, tête de la larve parasite.

- FIG. 18. *Heptagenia lateralis*, nymphe ♀ à la veille de sa dernière mue effective, portant sous les fourreaux alaires une larve de *Symbiocladius* au début de son IV^e stade, en position transversale sur le 1^{er} tergite abdominal de l'Ephémère, tête à gauche; vue dorsale. ×15.
- FIG. 19. *Rhithrogena semicolorata*, nymphe ♀ au dernier stade, hébergeant sous ses fourreaux alaires une larve au IV^e stade de *Symbiocladius*, en position arquée sur les trois premiers tergites abdominaux de l'hôte, tête à droite. Remarquer à la base de la 2^e patte droite, une larve infestante de la génération suivante; 2^e patte gauche autotomisée; *idem*. ×15.
- FIG. 20. *Heptagenia lateralis*, nymphe ♂ au dernier stade, pourvue d'une larve ♀ de *Symbiocladius* en fin de croissance, recourbée en U sur les six premiers tergites abdominaux de l'Ephémère, tête à droite; *idem*. ×15.
- FIG. 21. *Rhithrogena semicolorata*, région antérieure d'une nymphe ♀ parasitée, montrant en vue latérale la localisation de la larve de *Symbiocladius*, dont la tête est au contact du bourrelet tumoral sous-alaire, lui servant de zone nourricière. Hôte et ectoparasite aux mêmes stades que dans la figure 19. ×25.
- FIG. 22. *Rhithrogena semicolorata*, région antérieure d'une ♀ parasitée, montrant après résection des fourreaux alaires supérieurs, la larve de *Symbiocladius* *in situ* dans son enveloppe soyeuse, insérée autour du bourrelet tumoral sous-alaire. Hôte et ectoparasite aux mêmes stades que dans les figures 19, 21; vue dorsale. ×25. Comparer à la figure XII, p. 87.
- FIG. 23. Exuvie nymphale d'un *Symbiocladius* ♂, ouverte antérieurement, ainsi qu'elle apparaît immédiatement après l'éclosion imaginale; vue dorsale. ×18.
- FIG. 24. Exuvie nymphale d'un *Symbiocladius* ♀, région abdominale, montrant les bandes de spinules plus accentuées sur le bord postérieur des tergites 3-5; *idem*. ×18.

PLANCHE IV

Symbiocladius, développement sur les Ephémères-hôtes, vitellogénèse

Abréviations. — *bv*, boules vitellines; *cv*, cellule vitellogène; *ef*, épithélium folliculaire; *el*, exuvie céphalique du dernier stade larvaire; *nv*, noyau de la cellule vitellogène; *oo*, oocyte; *ps*, perforation du sac nymphal vide de l'ectoparasite.

- FIG. 25. *Heptagenia lateralis*, nymphe ♂ au dernier stade, portant une nymphe ♀ avancée de *Symbiocladius*, à l'intérieur de son enveloppe soyeuse, et dont la tête atteint le 7^e tergite abdominal de l'Ephémère.
- FIG. 26. *Rhithrogena semicolorata*, nymphe ♀ au dernier stade avec, inséré sous ses fourreaux alaires, le sac membraneux devenu vide par suite de l'éclosion du *Symbiocladius* adulte. Voir figure xv, p. 104.
- FIG. 27. *Ecdyonurus fluminum*, nymphe ♀ d'âge moyen, accidentellement parasitée par une larve de *Symbiocladius* en fin de croissance, tête à gauche; 3^e patte gauche autotomisée.
- FIG. 28. *Rhithrogena semicolorata*, nymphe ♀ au dernier stade, exceptionnellement pourvue de deux *Symbiocladius* avancés : une jeune nymphe ♂ à localisation cervicale atypique, ainsi qu'une larve au IV^e stade, corps arqué couvrant les deux premiers tergites abdominaux, tête à gauche. Remarquer l'écartement notable entre la tête et le pronotum de l'Ephémère; 2^e patte gauche autotomisée.
- FIG. 29. *Symbiocladius rhithrogenae*, follicule ovarien d'une larve ♀ au milieu de son IV^e stade, dont le corps couvre les trois premiers tergites abdominaux de l'hôte (*Heptagenia*); larve comparable à celle de la figure 19, planche III. Cellule vitellogène indifférenciée, au cytoplasme homogène, très petite par rapport à l'oocyte; coupe sagittale. ×1600.
- FIG. 30. *Symbiocladius rhithrogenae*, follicule ovarien d'une larve ♀ en fin de croissance, comparable à celle de la figure 20, planche III. Cellule vitellogène au cytoplasme chargé de boules vitellines et devenue plus grande que l'oocyte, auquel elle n'est pas encore fusionnée; coupe sagittale. ×1200.
- Fig. 25-28, vue dorsale. ×15.

PLANCHE V

Symbiocladius, action sur la métamorphose des Ephémères-hôtes.

- FIG. 31. *Heptagenia lateralis*, nymphe ♀ normale à la veille de l'éclosion subimaginale, présentant tous les caractères de métamorphose au niveau des fourreaux alaires, de la tête et du notum, des fémurs et des tarses, des cerques latéraux.

- FIG. 32. *Rhithrogena semicolorata*, nymphe ♀ normale à la veille de l'éclosion subimaginale, présentant tous les caractères de métamorphose énumérés figure 31; 3^e patte droite autotomisée.
- FIG. 33. *Rhithrogena semicolorata*, nymphe ♂, porteuse d'une jeune nymphe ♂ de *Symbiocladius*; *el*, exuvie céphalique du dernier stade larvaire du Chironomide, présente dans le sac. Bien qu'étant dans son dernier stade nymphal, l'hôte a une taille fortement réduite et n'offre aucun caractère de métamorphose.
- FIG. 34. *Rhithrogena semicolorata*, nymphe ♀ expérimentalement privée d'un *Symbiocladius* au début du IV^e stade larvaire, qu'elle porta jusqu'à sa dernière mue effective. Malgré sa petite taille, l'hôte a extériorisé en élevage tous les caractères de métamorphose (voir tabl. XIX, n° 12). Comparer aux figures 32, 33.
- FIG. 35. *Heptagenia lateralis* ♂, subimago atrophique éclore d'une nymphe expérimentalement privée de son *Symbiocladius* au début du IV^e stade larvaire (tabl. XVI, n° 1; région copulatrice représentée figure XXIX B, p. 170); pour la réduction des ailes, comparer à la figure XVII, p. 145.
- FIG. 36. *Heptagenia lateralis* ♀, subimago atrophique éclore d'une nymphe expérimentalement privée de son *Symbiocladius* au début du IV^e stade larvaire (tabl. XVIII, n° 13); pour la réduction des ailes, comparer à la figure XVII, p. 145.
- FIG. 37. *Heptagenia lateralis* ♂, subimago atrophique éclore d'une nymphe expérimentalement privée de son *Symbiocladius* au début du IV^e stade larvaire (tabl. XVI, n° 5; région copulatrice représentée figure XXIX D, p. 170); pour la réduction des ailes, comparer à la figure XVII, p. 145.
- FIG. 31-37, vue dorsale. × 15.

PLANCHE VI

Éphémères-hôtes, leucocytes du sang normal, structures inflammatoires

Abréviations. — *bm*, bouchon de micronucléaires; *ch*, chitine; *cp*, corps phagocyté; *h*, hypoderme; *ie*, inclusion éosinophile; *mn*, macronucléaires néoplasiques; *nl*, nodule leucocytaire; *zn*, zone nécrotique.

Les figures 38-55 concernent une *Rhithrogena semicolorata*, nymphe ♀ indemne, au début de son dernier stade, coupes sagittales. × 2750.

- FIG. 38-40. Macronucléaires à l'état quiescent. Comparer aux figures 62-69, planche VII.
- FIG. 41-43. Macronucléaires en mitose. Comparer aux figures 70-85, planche VII.
- FIG. 44-46. Formes de passage des macronucléaires aux micronucléaires.
- FIG. 47-49, 51. Différentes formes de micronucléaires.
- FIG. 50. Micronucléaire à pseudopodes effilés.
- FIG. 52. Grand micronucléaire binucléé.
- FIG. 53. Micronucléaire en phagocytose, à noyau polymorphe.
- FIG. 54-55. Stérrocytes (enocytoides), tailles extrêmes à caractères de granulocytes.
- FIG. 56. Plaie par morsure dans la paroi du sinus sous-alaire d'une nymphe ♀ d'*Heptagenia* de 6,5 mm., porteuse d'une larve de *Symbiocladius* au IV^e stade, couvrant les 3 premiers tergites abdominaux de l'Éphémère. Celle-ci est au dernier stade nymphal et en pleine réaction leucémique, dont témoignent les macronucléaires néoplasiques (*mn*). La plaie, en voie de cicatrisation, provoqua la formation d'un volumineux nodule leucocytaire, incomplètement représenté sur la figure. Les micronucléaires dominant. Coupe sagittale. × 1300.
- FIG. 57. Nodule leucocytaire, dû à l'état associé des micronucléaires autour d'un centre converti en débris brunnâtres; les fibrilles, plus nombreuses vers le centre, semblent résulter des membranes cellulaires. Formé près de la paroi métasternale d'une nymphe ♀ d'*Heptagenia* de 7 mm. au dernier stade, pourvue d'une larve de *Symbiocladius* au IV^e stade, couvrant les 2 premiers tergites abdominaux de l'Éphémère. Celle-ci est entrée dans la phase leucémique. Coupe sagittale. × 2500.
- FIG. 58. Nodule leucocytaire composé, dépourvu de centre nécrotique, formé dans le sinus sous-alaire droit d'une nymphe ♂ de *Rhithrogena* de 8 mm., portant une larve de *Symbiocladius* au II^e stade (sujet A). Remarquer le polymorphisme des noyaux de type micronucléaire. L'hôte est au début de la réaction néoplasique locale. Le nodule se trouve dans une coupe transversale, un peu en arrière de celle représentée figure 116, planche X. × 2500.

PLANCHE VII

Éphémères-hôtes, mécanisme de la réaction néoplasique

- Abréviations. — *ai*, éléments adipeux indifférenciés; *mi*, micronucléaire; *mp*, micronucléaire à inclusions phagocytaires; *mt*, mitose; *na*, noyau adipeux; *nf*, noyaux-fils; *pr*, prophase; *vg*, vacuole de graisse.
- FIG. 59. Nappe adipeuse normale de la région médio-dorsale gauche du sinus sous-alaire d'une *Rhithrogena* ♀ indemne de 8 mm., au début de son dernier stade nymphal. Comprise entre le vaisseau dorsal et l'hypoderme sous-alaire, dans une coupe transversale un peu en arrière de celle de la figure 113, planche X. Comparer les jeunes éléments (*ai*) s'insérant à l'hypoderme, à ceux des syncytiums néoplasiques, fig. 60, 61. × 1300.
- FIG. 60. Première ébauche néoplasique, dans le sinus sous-alaire droit d'une jeune nymphe d'*Heptagenia* de 2,8 mm., portant une larve de *Symbiocladius* au I^{er} stade. Reconstitution d'après trois coupes transversales successives. × 2750.
- FIG. 61. Ébauche néoplasique dans le sinus sous-alaire gauche d'une nymphe ♀ de *Rhithrogena*, de 8 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au I^{er} stade. Remarquer les différences nettes vis-à-vis des structures inflammatoires (fig. 56-58, pl. VI). Coupe transversale, un peu en arrière de celle de la figure 114, planche X. × 1700.

FIG. 62-69. Macronucléaires néoplasiques, différentes formes quiescentes. Comparer à ceux du sang normal, fig. 38-40, pl. VI.

FIG. 70-73. Macronucléaires néoplasiques, stades de la prophase.

FIG. 74-76. Macronucléaires néoplasiques, métaphase, vues polaires et de face.

FIG. 77-80. Macronucléaires néoplasiques, stades de l'anaphase.

FIG. 81-85. Macronucléaires néoplasiques, télophase et reconstitution des cellules-filles.

FIG. 86-87. Macronucléaires néoplasiques, prophases anormales.

FIG. 88. Macronucléaire néoplasique géant, prophase.

FIG. 89. Macronucléaire néoplasique géant, mitose tripolaire.

FIG. 90-91. Macronucléaire néoplasique géant, mitose multipolaire, deux coupes successives.

FIG. 92. Macronucléaire néoplasique géant, au repos, à deux nucléoles.

FIG. 93-94. Macronucléaires néoplasiques au repos, à deux noyaux.

FIG. 62-94. $\times 2750$.

Les figures 62-75, 77-79, 81, 83-85, 88, 94 concernent une nymphe ♀ de *Rhithrogena* de 7,5 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au III^e stade (sujet B), coupes transversales. — FIG. 76, 80, 82, 86, 87 : *Rhithrogena*, nymphe ♀, 8 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au II^e stade, coupes sagittales. — FIG. 89 : *Rhithrogena*, nymphe ♂, 8 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au II^e stade, même sujet (A) que celui de la figure 115, planche X. — FIG. 90-91 : *Heptagenia*, nymphe ♂, 5 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au I^{er} stade, même sujet que celui de la figure 125, planche XI. — FIG. 92-93 : *Heptagenia* ♀, 6,5 mm., au dernier stade nymphal, avec une larve de *Symbiocladius* au IV^e stade, lui couvrant les 4 premiers tergites abdominaux; même sujet que celui des figures 106, planche IX et 128, planche XII.

PLANCHE VIII

Rhithrogena, phase néoplasique locale, nutrition *Symbiocladius*

Abréviations. — *ci*, contenu intestinal; *em*, épithélium mésodéal; *mi*, micronucléaires; *ml*, macronucléaires néoplasiques libres; *mn*, macronucléaires néoplasiques; *mt*, mitoses; *na*, noyaux adipeux; *pr*, prophase; *vg*, vacuole de graisse.

FIG. 95. Syncytium néoplasique du sinus sous-alaire droit d'une *Rhithrogena*, nymphe ♂ de 8 mm., portant une larve de *Symbiocladius* au stade II (sujet A). Correspond à la région *p* de la figure 115, planche X. Remarquer la variation de l'épaisseur des chromosomes des différentes mitoses. Présence de noyaux à deux nucléoles. Les vacuoles de graisse appartiennent au tissu adipeux envahi. Coupe transversale. $\times 1300$.

FIG. 96. Tissu néoplasique du sinus sous-alaire droit d'une *Rhithrogena* ♀, de 8,5 mm., au début de son dernier stade nymphal, portant une larve de *Symbiocladius* au commencement du stade IV. Correspond à la région *r* de la figure 118, planche X. Développement maximum de la tumeur mésothoracique. Nombreuses mitoses. Les grands noyaux et les vacuoles de graisse témoignent de l'envahissement du tissu adipeux. Coupe transversale. $\times 650$.

FIG. 97. Macronucléaire néoplasique avec une inclusion phagocytaire éosinophile.

FIG. 98. Macronucléaire néoplasique avec une inclusion phagocytaire basophile.

FIG. 99. Micronucléaire venant de phagocyter un macronucléaire néoplasique.

FIG. 100. Micronucléaire ayant phagocyté un macronucléaire néoplasique, dont le noyau est devenu pycnotique.

FIG. 101. Micronucléaire ayant phagocyté un macronucléaire néoplasique en mitose.

FIG. 102. Micronucléaire ayant phagocyté un autre micronucléaire.

FIG. 103. Fragment musculaire arrondi, comparable aux « sphères de granules », et provenant de la destruction des muscles obliques dorsaux du mésothorax, au contact du syncytium néoplasique.

FIG. 104. Cellule adipeuse ségrégée du fait de la prolifération néoplasique.

FIG. 105. Région antérieure du mésentéron d'une larve de *Symbiocladius* au II^e stade, fixée sur une nymphe ♀ d'*Heptagenia*, de 5,5 mm. Prédominance des macronucléaires néoplasiques dans le contenu intestinal. Coupe sagittale, derrière la chambre stomacale. $\times 1300$.

FIG. 97-104. $\times 2750$.

Les figures 97-98 concernent une nymphe ♀ de *Rhithrogena* de 7,5 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au III^e stade (sujet B). — FIG. 99-100, 102-104 : *Rhithrogena*, nymphe ♂, 8 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au II^e stade (sujet A). — FIG. 101 : *Rhithrogena* ♀, 7 mm., au début du dernier stade nymphal, avec une larve de *Symbiocladius* au commencement de son IV^e stade; coupe transversale.

PLANCHE IX

Éphémères-hôtes, phase leucémique; *Symbiocladius*, dimorphisme sexuel des « albuminoïdes »

Abréviations. — *ci*, contenu intestinal; *csi*, chambre stomacale; *em*, épithélium mésodéal; *gr*, grains brun-rouille; *mi*, micronucléaires; *mn*, macronucléaires néoplasiques; *mt*, mitoses; *na*, noyaux adipeux; *sa*, sphérules acidophiles; *sb*, sphérules basophiles; *se*, spores éparpillées; *sp*, sporontes; *vg*, vacuole de graisse.

FIG. 106. Cordon adipeux périntestinal ventral, au niveau du 2^e segment abdominal, d'une nymphe ♀ d'*Heptagenia* de 6,5 mm., au paroxysme de la phase leucémique; *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire, couvrant les 4 premiers tergites abdominaux. Les macronucléaires néoplasiques libres (quiescents, en mitose, binucléés, à deux nucléoles) foisonnent autour du cordon adipeux régressé. Voir également figure 128, planche XII. Coupe sagittale. $\times 1300$.

FIG. 107. Image cytologique du sang circulant d'une nymphe ♀ de *Rhithrogena* de 9,5 mm. au paroxysme de la phase leucémique; *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire, couvrant les 3 premiers tergites abdominaux. Prédominance des macronucléaires (arrondis, fusiformes, en mitose, binucléés ou à deux nucléoles) et de leurs dérivés immédiats. Dans le sinus céphalique antérieur, près de la section de la tête, coupe sagittale. $\times 1300$.

- FIG. 108. Région antérieure du mésentéron d'une larve ♀ de *Symbiocladius* en fin de croissance, présentant deux bols alimentaires formés d'éléments de la réaction leucémique de l'hôte (*Heptagenia*). Coupe sagittale. $\times 150$.
- FIG. 109. Région postérieure du mésentéron d'une larve de *Symbiocladius* au début du IV^e stade, montrant des sporontes mûrifformes et des spores éparpillées d'une Microsporidie, *Trichoduboscia epeori*, provenant de l'hémocoèle de son hôte (*Rhithrogena*, ♀, 7 mm., au début du dernier stade nymphal). Coupe sagittale. $\times 300$.
- FIG. 110. Cordon adipeux latéro-ventral, au niveau du 2^e segment abdominal, d'une larve ♀ de *Symbiocladius* au milieu de son IV^e stade, couvrant les 3 premiers tergites abdominaux d'une nymphe d'*Heptagenia*. Accumulation de sphérules protéiques basophiles, qui masquent les autres constituants. Coupe sagittale. $\times 900$.
- FIG. 111. Région identique chez une larve ♂ de *Symbiocladius* du même âge. Réserves protéiques uniquement sous forme de rares sphérules acidophiles. Coupe sagittale. $\times 900$.

PLANCHE X

Rhithrogena, développement de la tumeur mésothoracique

Abréviations. — *am*, accumulation de macronucléaires; *bt*, bourrelet tumoral; *en*, ébauche néoplasique; *fa*₁, fourreaux alaires de la 1^{re} paire; *fi*, foyer inflammatoire; *gm*, ganglion mésothoracique; *im*, intestin moyen; *ld*, muscle longitudinal dorsal; *od*, muscle oblique dorsal; *p*, portion représentée figure 95, planche VIII; *pc*, tissu péricardial; *pm*, plaie par morsure; *r*, région représentée figure 96, planche VIII; *sa*, sinus sous-alaire; *ta*, tissu adipeux; *tb*₁, trachéobranche de la 1^{re} paire; *tl*, tronc trachéen latéral; *tn*, tissu néoplasique; *vd*, vaisseau dorsal.

- FIG. 112-113. Coupes transversales à deux niveaux successifs du mésothorax postérieur d'une *Rhithrogena* ♀ indemne de 8 mm. au début de son dernier stade nymphal, montrant la topographie normale de la région servant de zone nourricière à *Symbiocladius*.
- FIG. 114. Zone dorsale du mésothorax postérieur d'une nymphe ♀ de *Rhithrogena* de 8 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au I^{er} stade, montrant les premières ébauches néoplasiques, formées dans le sinus nourricier sous-alaire. Coupe transversale. $\times 120$.
- FIG. 115-116. Coupes transversales à deux niveaux successifs (correspondant à ceux des figures 112-113), du mésothorax postérieur d'une nymphe ♂ de *Rhithrogena* de 8 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au II^e stade (sujet A). Remarquer, parallèlement au développement des ébauches néoplasiques, la dislocation des muscles obliques dorsaux et le soulèvement du repli sous-alaire.
- FIG. 117-119. Coupes transversales à trois niveaux successifs (correspondant à ceux des figures 112-113, 115-116) du mésothorax postérieur d'une *Rhithrogena* ♀ de 8,5 mm., au début de son dernier stade nymphal, avec un *Symbiocladius* au commencement du IV^e stade larvaire. Développement maximum des massifs néoplasiques, ayant déterminé l'histolyse des muscles alaires et la dilatation de la zone supérieure du mésothorax postérieur.

FIG. 112-113, 115-119. $\times 50$.

PLANCHE XI

Éphémères-hôtes, phase néoplasique locale

- Abréviations. — *bt*, bourrelet tumoral; *en*, ébauche néoplasique; *es*, enveloppe de sécrétion; *fa*₁, *fa*₂, fourreaux alaires de la 1^{re} et 2^e paires; *gm*, ganglion mésothoracique; *im*, intestin moyen; *ld*, muscle longitudinal dorsal; *lp*, larve parasite; *m*, muscles; *od*, muscle oblique dorsal; *pm*, plaie par morsure; *sa*, repli sous-alaire; *sa*, sinus sous-alaire; *se*, sporanges d'*Endoblastidium*; *ta*, tissu adipeux; *tb*₁, trachéobranche de la 1^{re} paire; *tl*, tronc trachéen latéral; *tn*, tissu néoplasique; *vd*, vaisseau dorsal.
- FIG. 120. Zone dorsale du mésothorax postérieur d'une nymphe d'*Heptagenia* de 2,8 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au I^{er} stade, montrant les premières ébauches néoplasiques formées dans le sinus sous-alaire, près des plaies par morsure. Coupe transversale. $\times 170$.
- FIG. 121. Coupe sagittale de la région moyenne du corps d'une nymphe ♀ d'*Heptagenia* de 5 mm. avec une larve de *Symbiocladius* au III^e stade. On voit le parasite, en coupe transversale, logé entre les fourreaux alaires méso- et métathoraciques. Tissu néoplasique dans le sinus nourricier et s'infiltrant loin dans les nappes adipeuses. $\times 120$.
- FIG. 122. Coupe sagittale dans la partie moyenne du corps d'une *Rhithrogena* ♂ indemne, de 7,5 mm., au début de son dernier stade nymphal, montrant la topographie normale de la région servant de zone nourricière à *Symbiocladius*. $\times 50$.
- FIG. 123. Coupe sagittale dans la partie moyenne du corps d'une *Rhithrogena* ♀ de 9,3 mm. au début de son dernier stade nymphal, ayant un *Symbiocladius* au commencement du IV^e stade larvaire. Remarquer en comparaison de la figure 122, le soulèvement du mésonotum postérieur et la dilatation du bourrelet sous-alaire, par suite de la prolifération néoplasique. $\times 50$.
- FIG. 124. Coupe transversale du mésothorax postérieur d'une nymphe d'*Heptagenia* de 2,8 mm., avec une larve de *Symbiocladius* au I^{er} stade, un peu avant celle de la figure 120. Faible développement du tissu adipeux, expliquant le retard de la prolifération néoplasique et la période d'attente de l'ectoparasite au I^{er} stade larvaire. $\times 120$.
- FIG. 125. Coupe au même niveau chez une nymphe ♂ d'*Heptagenia* de 5,3 mm. avec une larve de *Symbiocladius* au I^{er} stade. Remarquer l'abondance du tissu adipeux, permettant la marche rapide de la prolifération néoplasique et du développement de la larve ectoparasite. $\times 75$.
- FIG. 126. Coupe transversale du mésothorax postérieur d'une nymphe ♂ d'*Heptagenia* de 5,5 mm., présentant en même temps qu'une larve ectoparasite de *Symbiocladius* au début de son IV^e stade, l'hémocoèle envahi par des Protistes du genre *Endoblastidium*, voisin des Chytridiées. Tissu néoplasique mis à nu du fait de l'épuisement du tissu adipeux, attaqué par les *Endoblastidium*. $\times 75$.

PLANCHE XII

Heptagenia, phase leucémique et nutrition de *Symbiocladius*

Abréviations. — *cn*, cellules néoplasiques; *im*, intestin moyen; *mn*, macronucléaires néoplasiques; *ms*, muscle sternal métathoracique; *na₁-na₃*, nappes adipeuses 1-3; *ta*, tissu adipeux; *tv*, tégument ventral.

FIG. 127. Coupe sagittale de la région métathoracique sternale, au-dessous de l'intestin jusqu'au tégument ventral d'une *Heptagenia* ♀ de 9 mm., au début de son dernier stade nymphal, portant un *Symbiocladius* au commencement du IV^e stade larvaire. Remarquer les macronucléaires néoplasiques qui, insinués entre les nappes adipeuses, préparent la phase leucémique.

FIG. 128. Même région entre l'intestin et le tégument ventral, d'une *Heptagenia* ♀ de 6,5 mm., au dernier stade nymphal; *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire, couvrant les 4 premiers tergites abdominaux. Point culminant de la réaction leucémique : les macronucléaires néoplasiques combent les larges espaces hémoc « liens entre les nappes adipeuses régressées. Voir également figure 106, planche IX.

FIG. 129. Bol alimentaire de l'intestin moyen d'une larve de *Symbiocladius* en fin de croissance, montrant l'identité entre les éléments qu'il renferme, et les macronucléaires de la réaction leucémique de l'hôte (*Heptagenia*). Détail de la figure 108, planche IX.

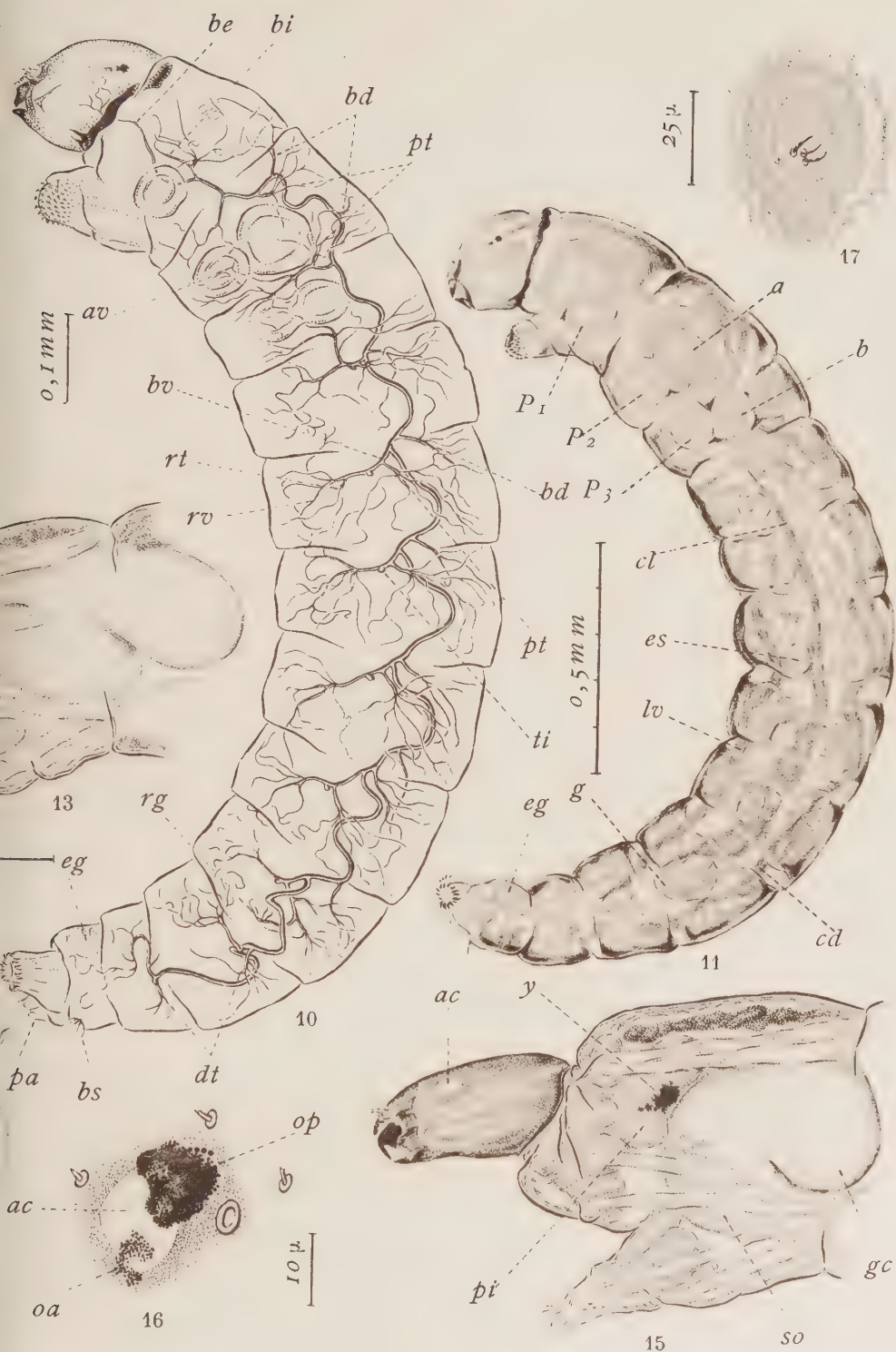
FIG. 130. Coupe sagittale, au niveau du 4^e segment abdominal, entre la paroi dorsale et l'intestin d'une nymphe ♀ d'*Heptagenia* de 6,8 mm. expérimentalement privée d'un *Symbiocladius* au IV^e stade larvaire, lui couvrant les 2 premiers tergites abdominaux (voir tabl. XXIV, n° 5). Remarquer la profusion d'éléments leucémiques dans l'hémoc «le, démontrant la progression de la phase néoplasique généralisée en l'absence de l'ectoparasite.

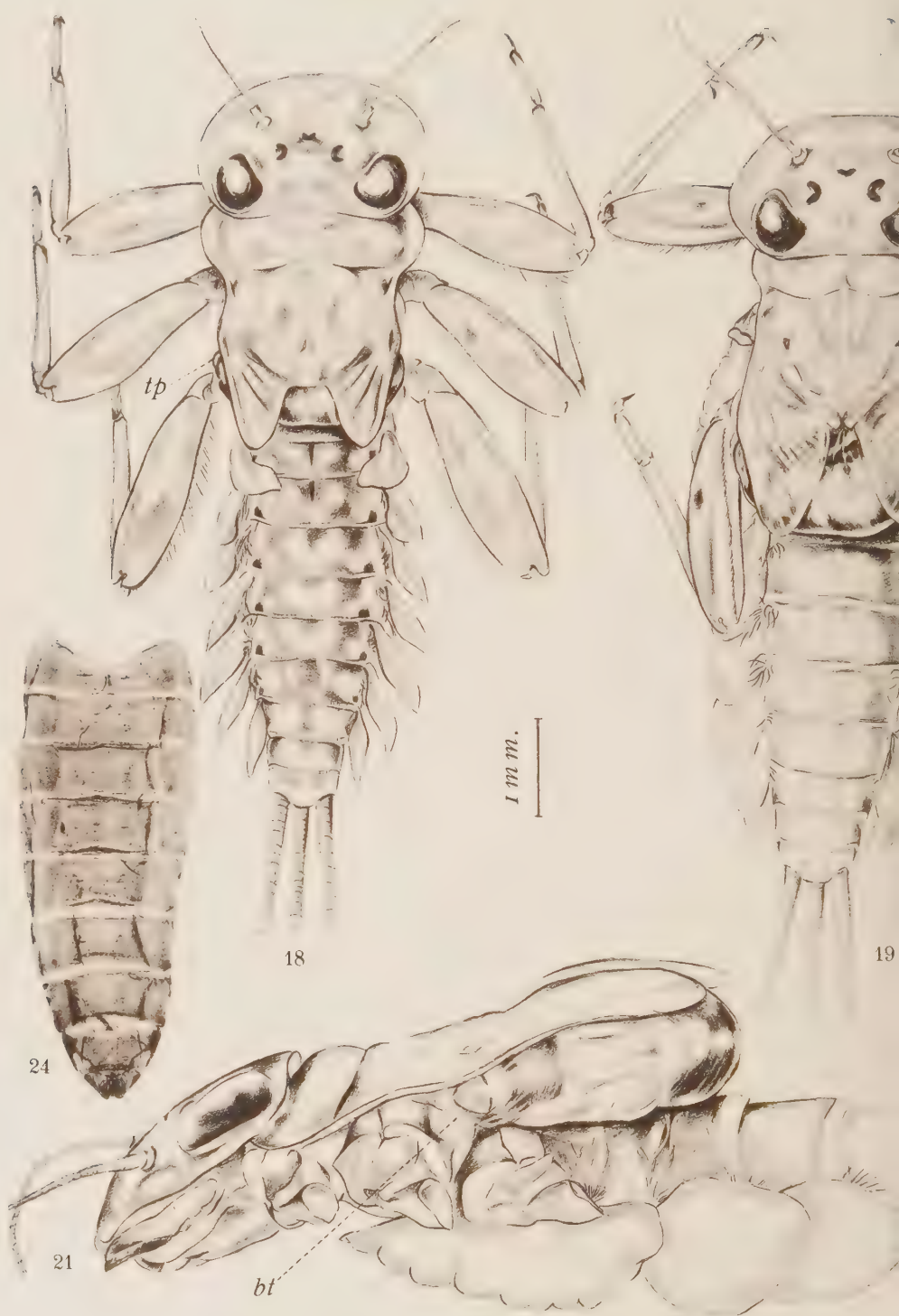
FIG. 131. Coagulum sanguin formé au niveau de la section du 9^e segment abdominal d'une nymphe ♀ d'*Heptagenia* de 7,5 mm., expérimentalement privée au début de son dernier stade nymphal, d'un *Symbiocladius* au commencement du IV^e stade (voir tabl. XXIV, n° 1). L'abondance des éléments néoplasiques indique la progression de la prolifération leucémique en l'absence de l'ectoparasite.

FIG. 127-129, × 340; FIG. 130-131, × 170.



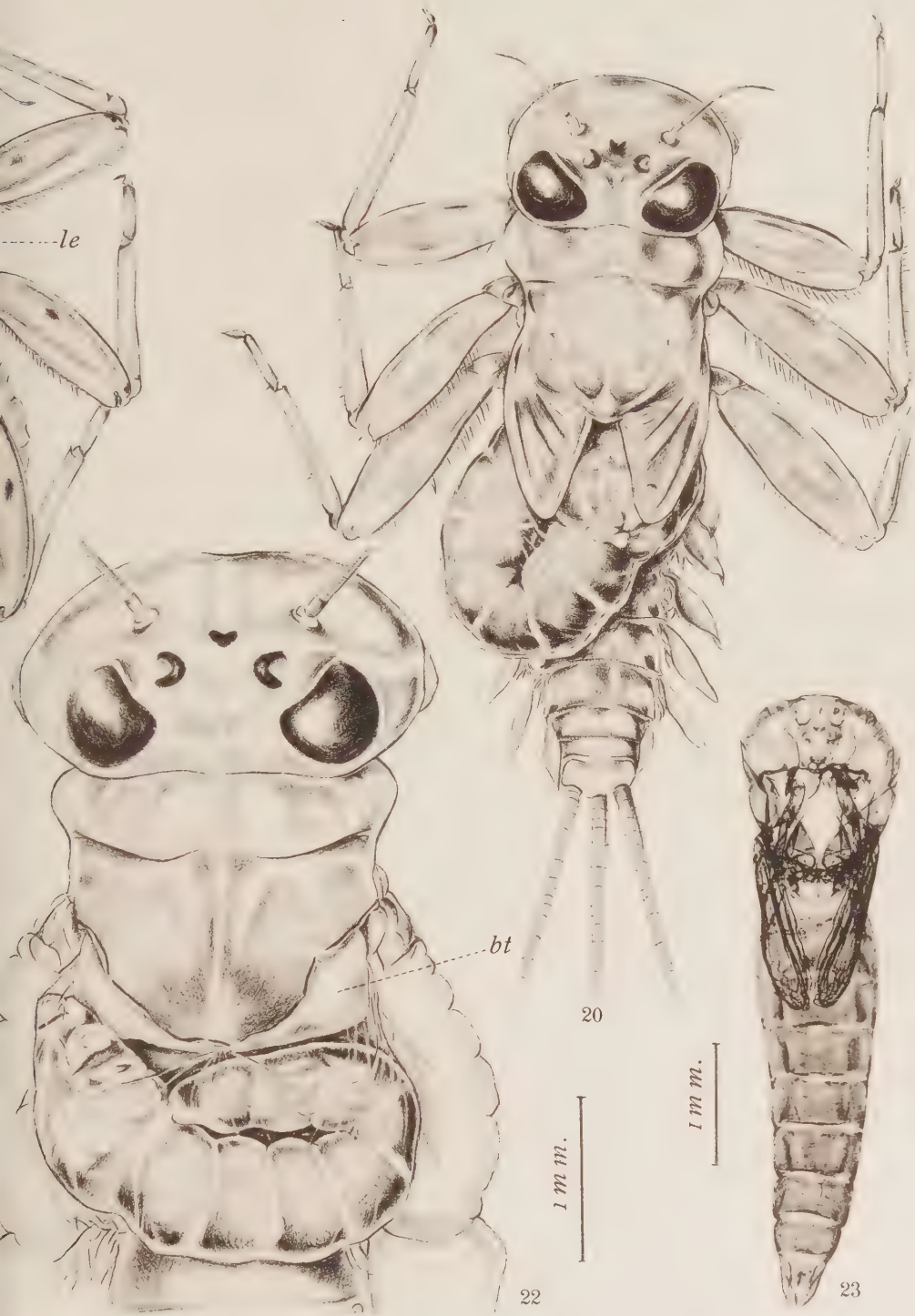
Radu et Margareta Codreanu del.

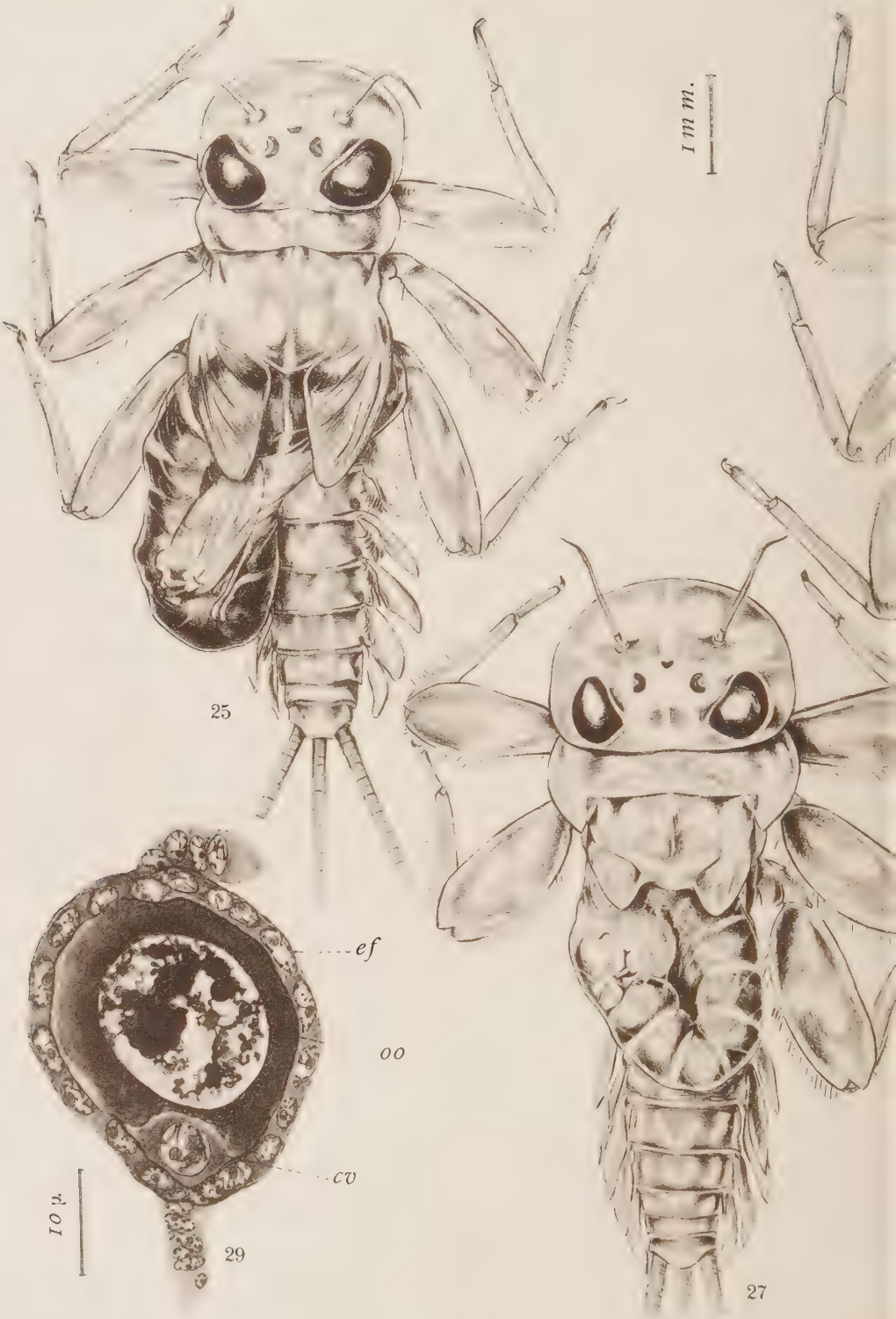




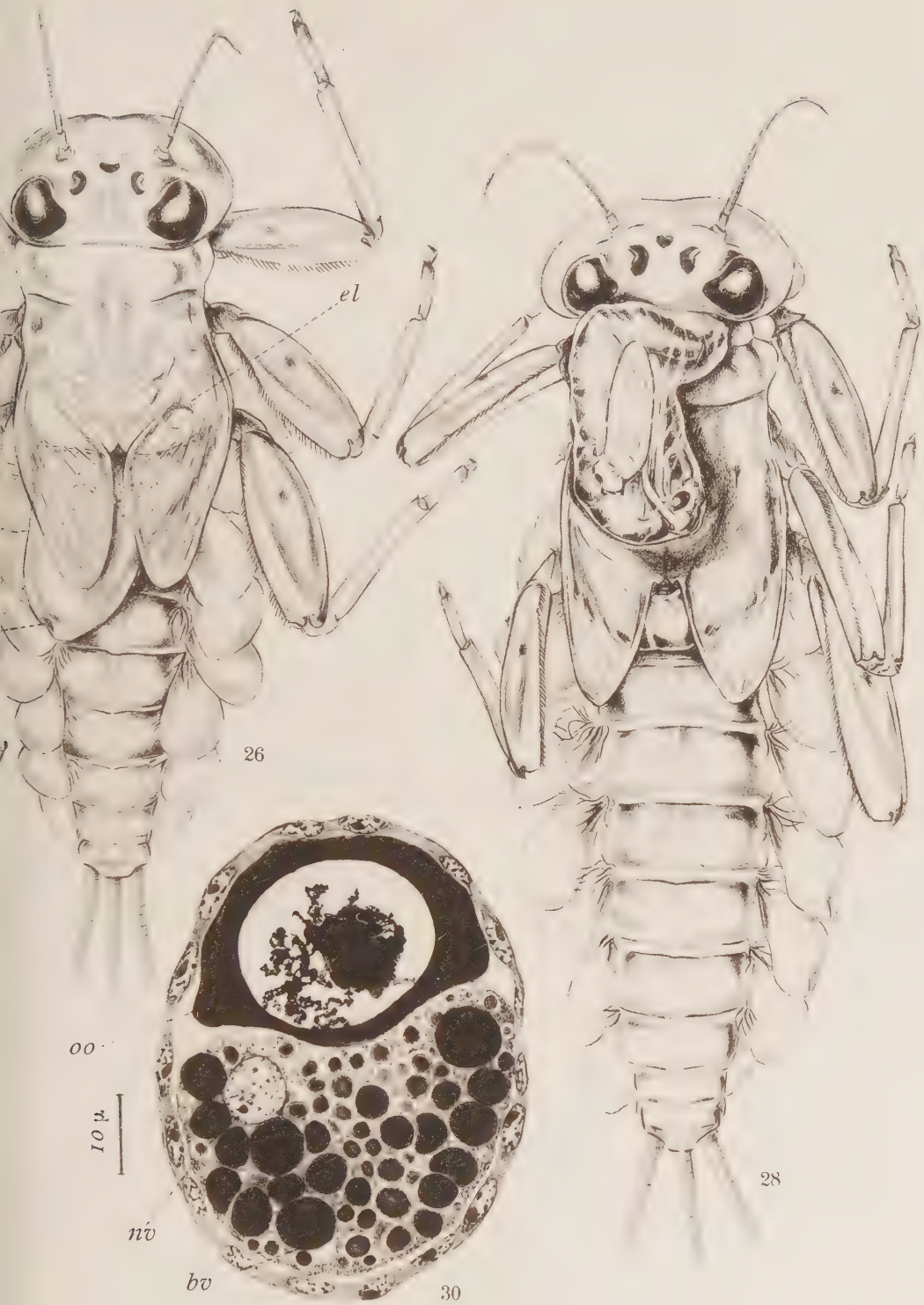
Margareta Codreanu del

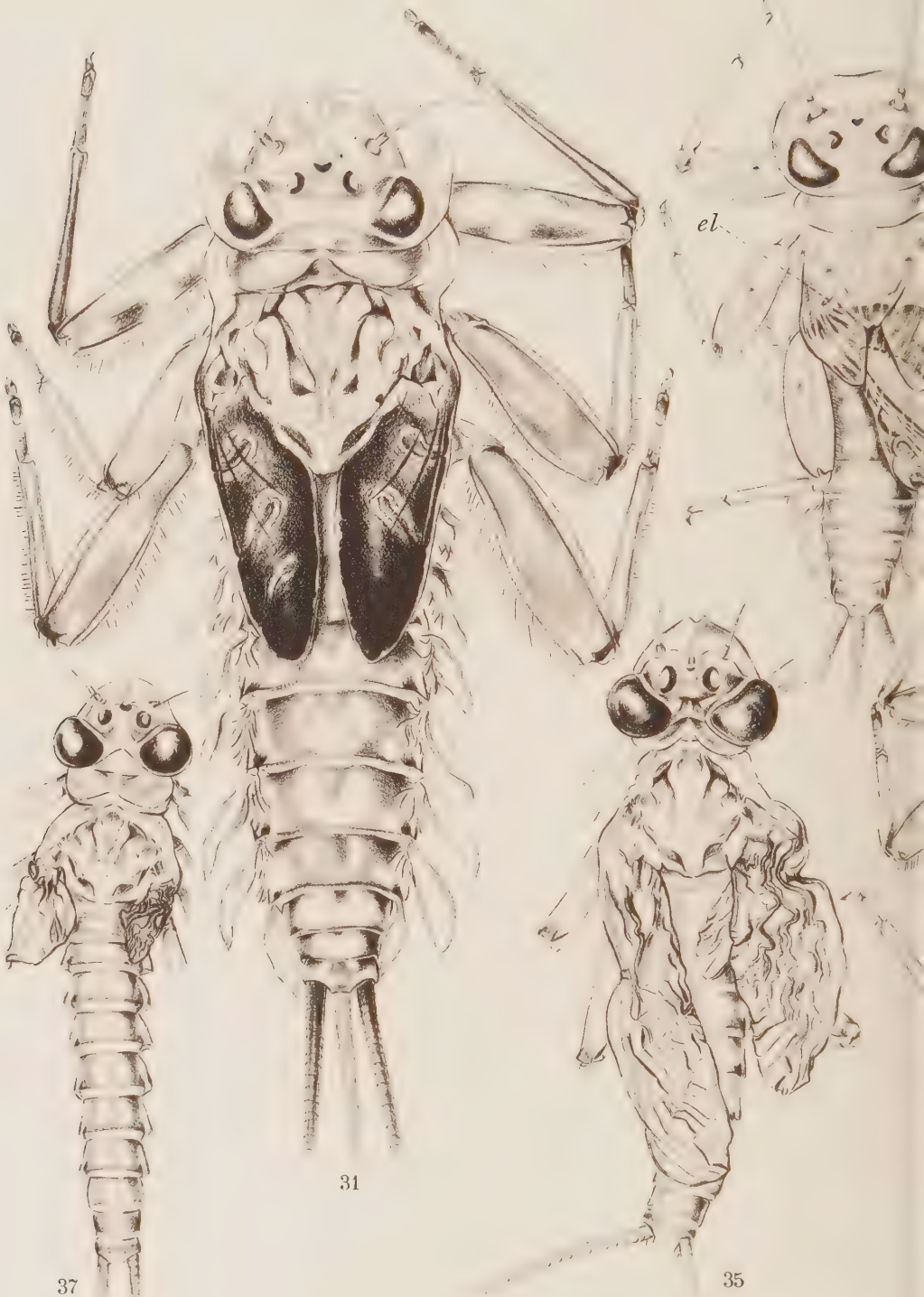
SYMBIOCLADIUS, DÉVELOPPEMENT SUR LES ÉPH



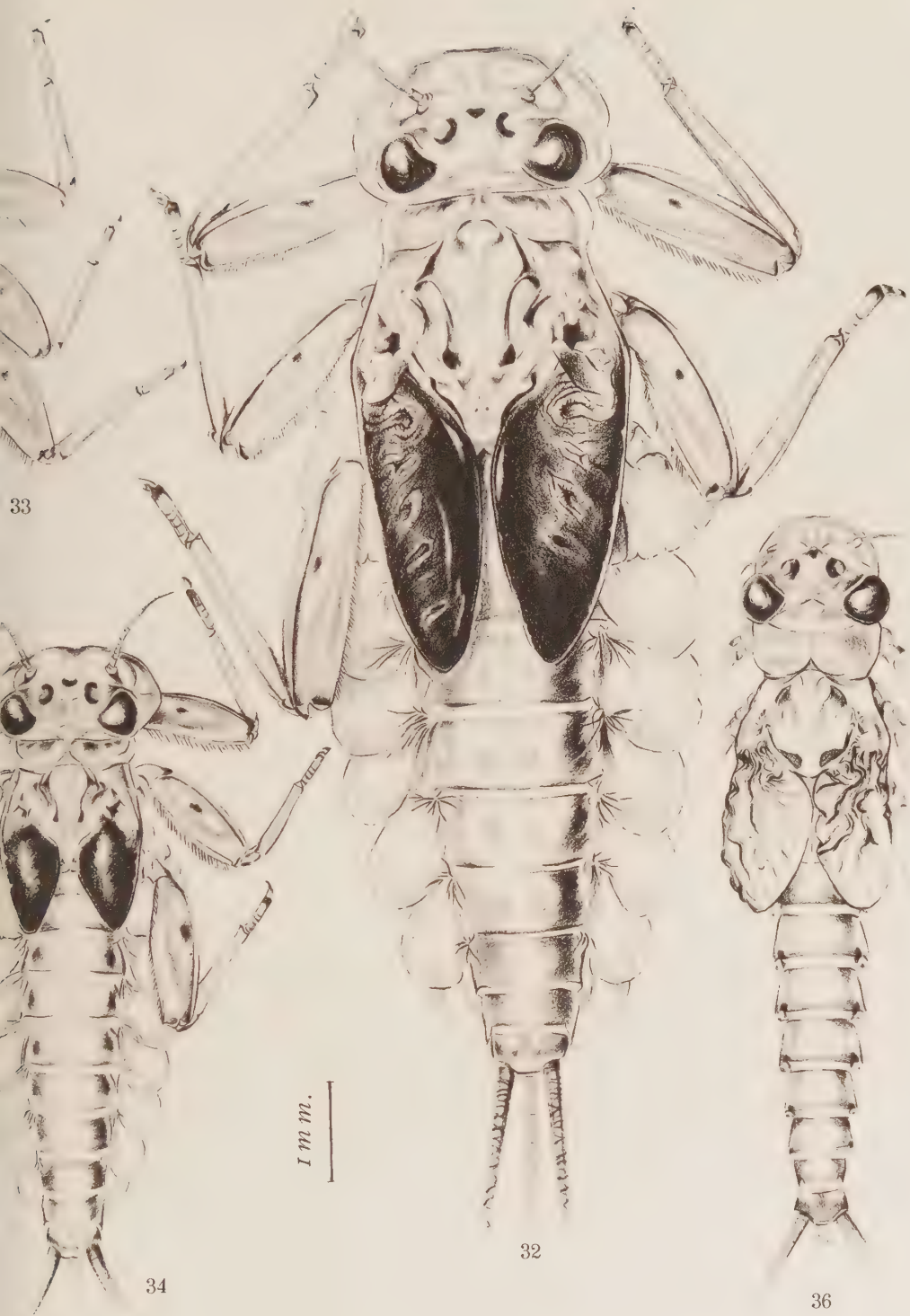


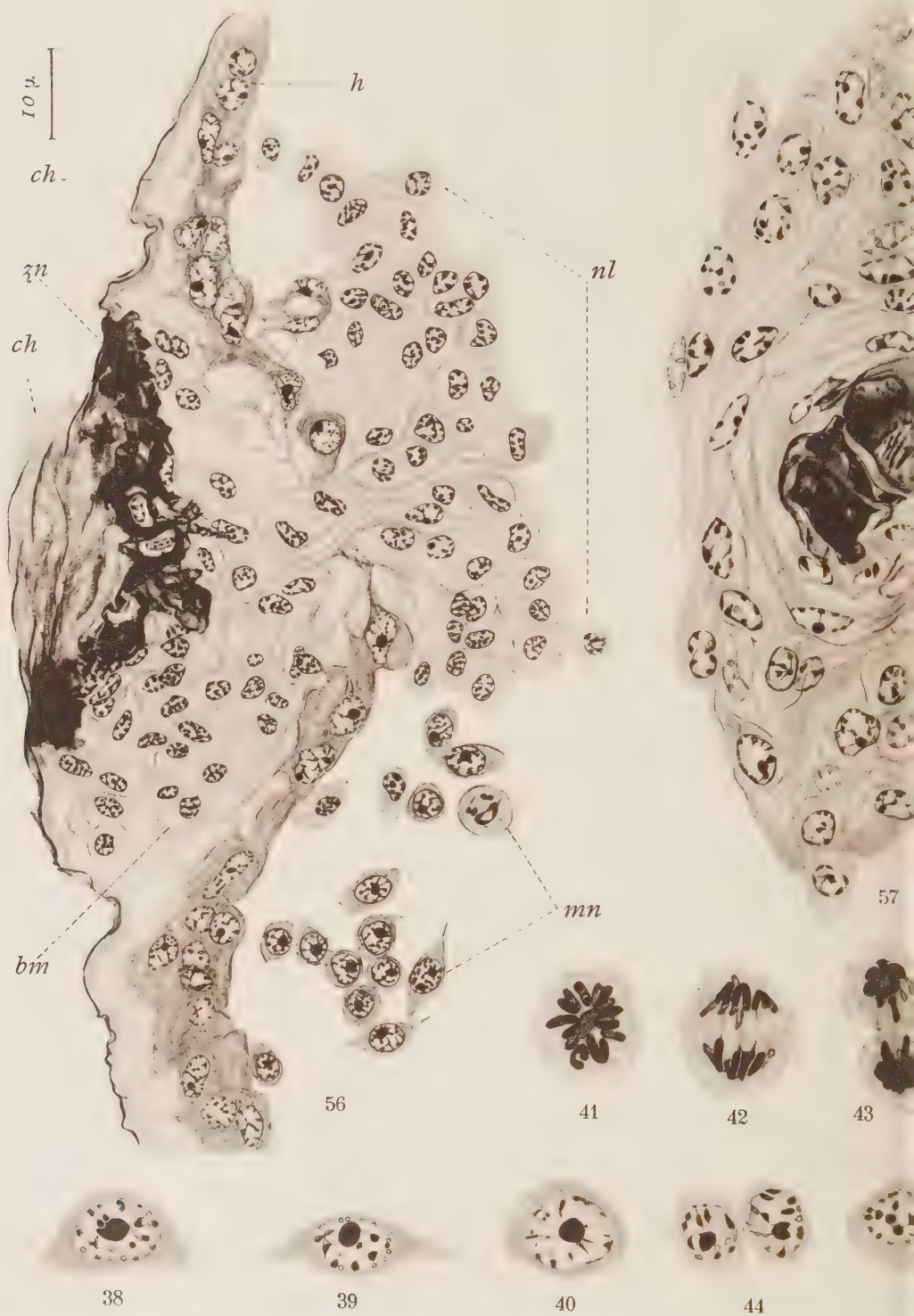
Margareta et Radu Codreanu del.





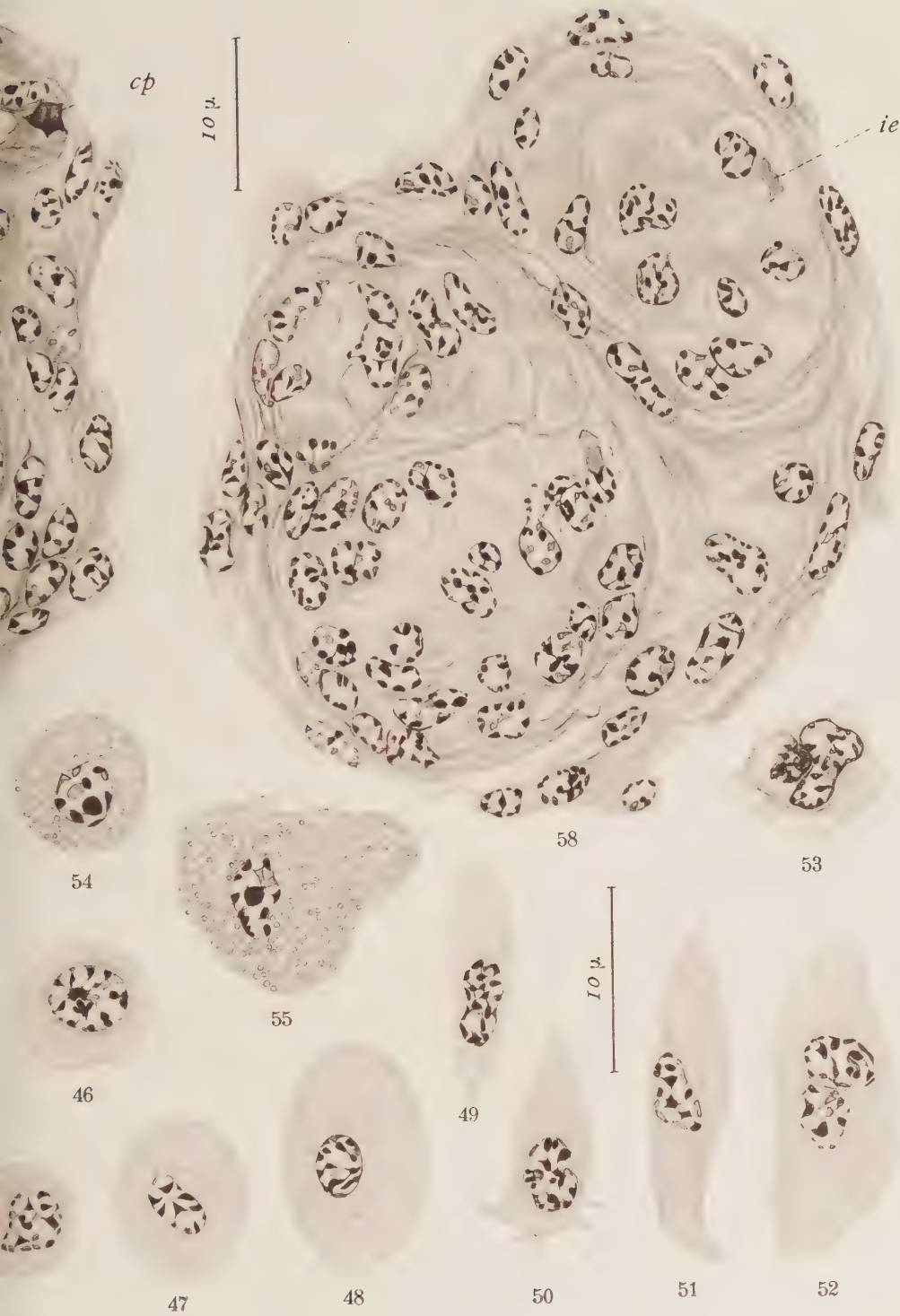
Margareta Codreanu del.





Radu Codreanu del,

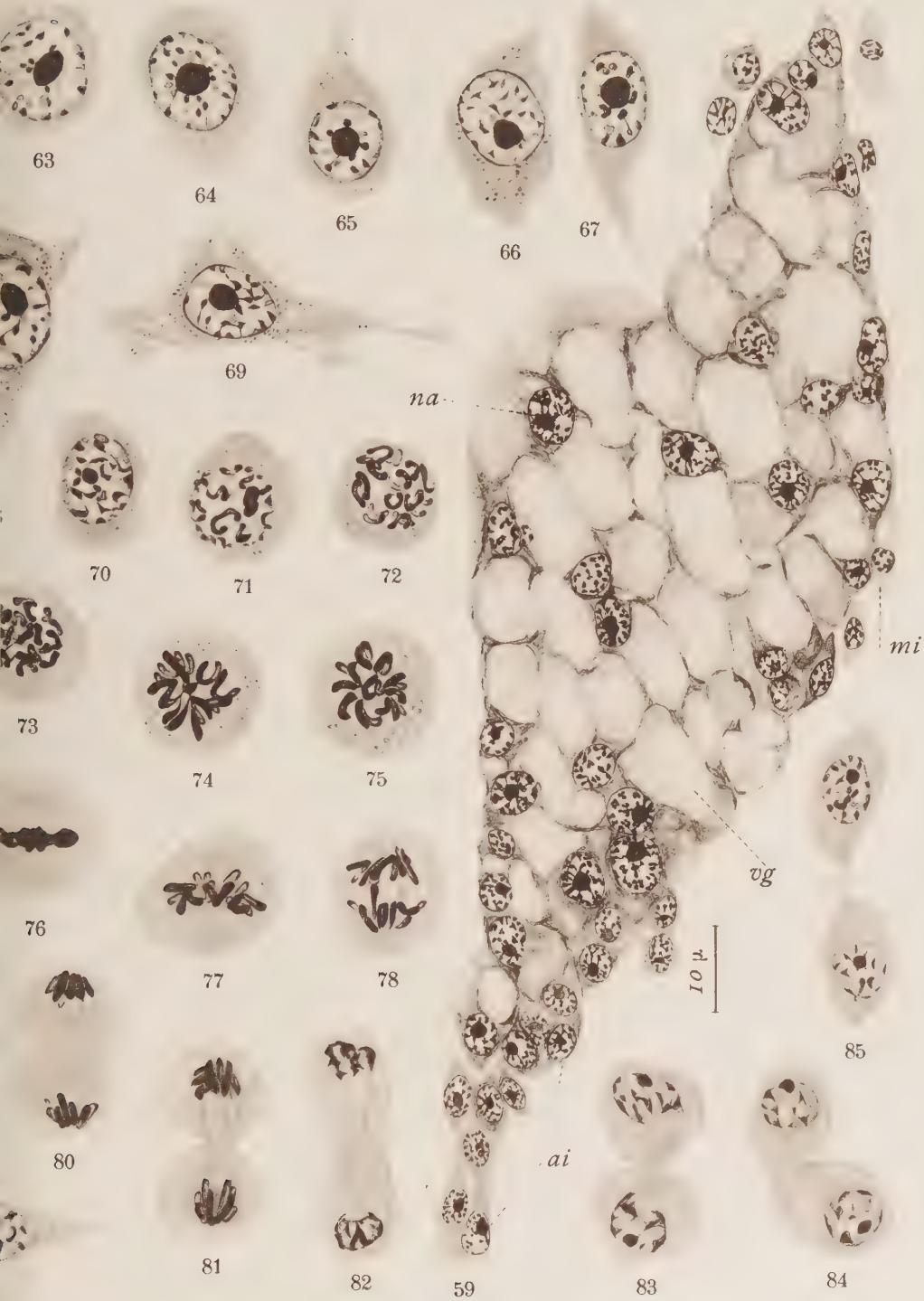
ÉPHÉMÈRES-HÔTES, LEUCOCYTES DU SANG NO

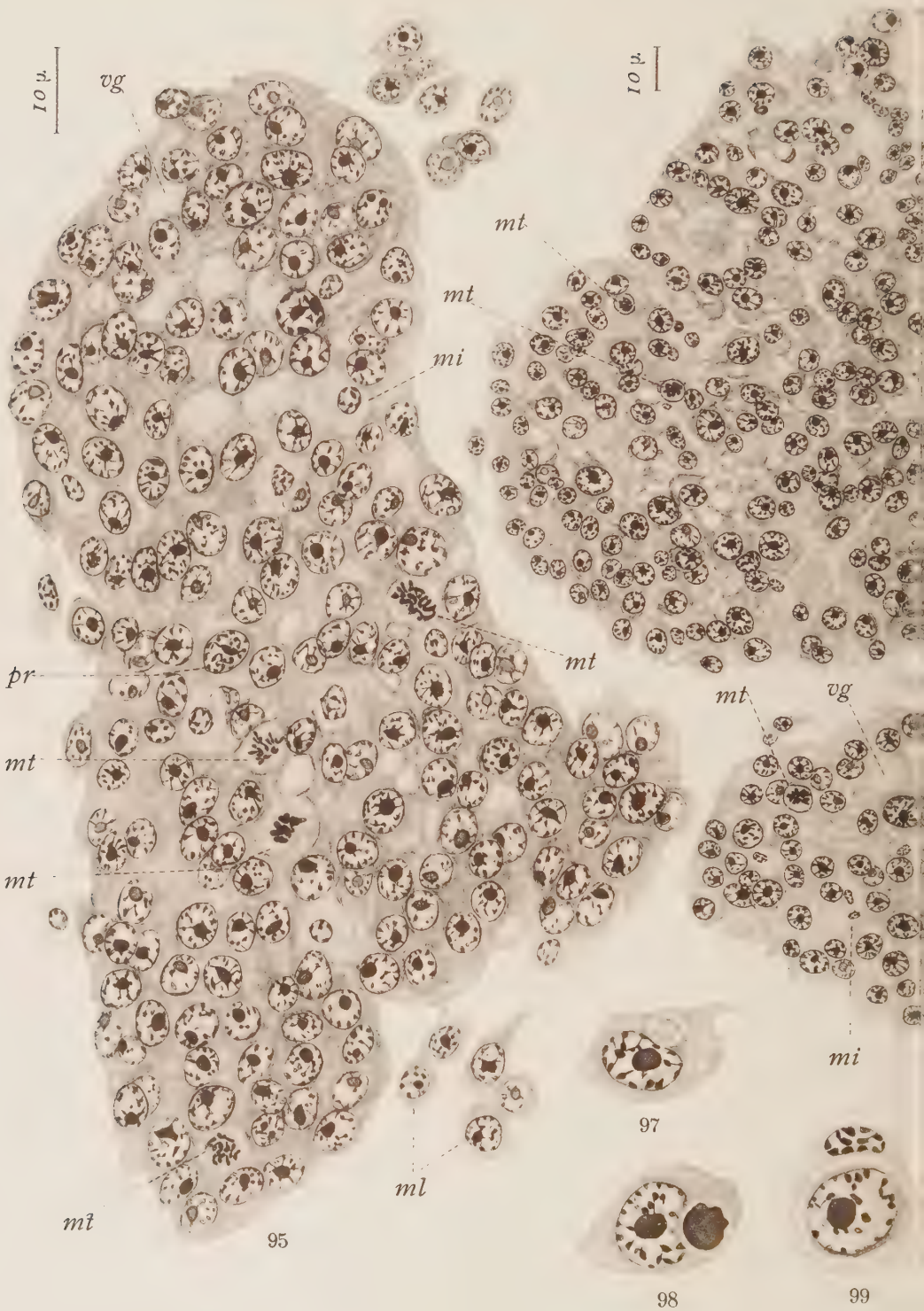


L, 38-53; STRUCTURES INFLAMMATOIRES, 56-58.

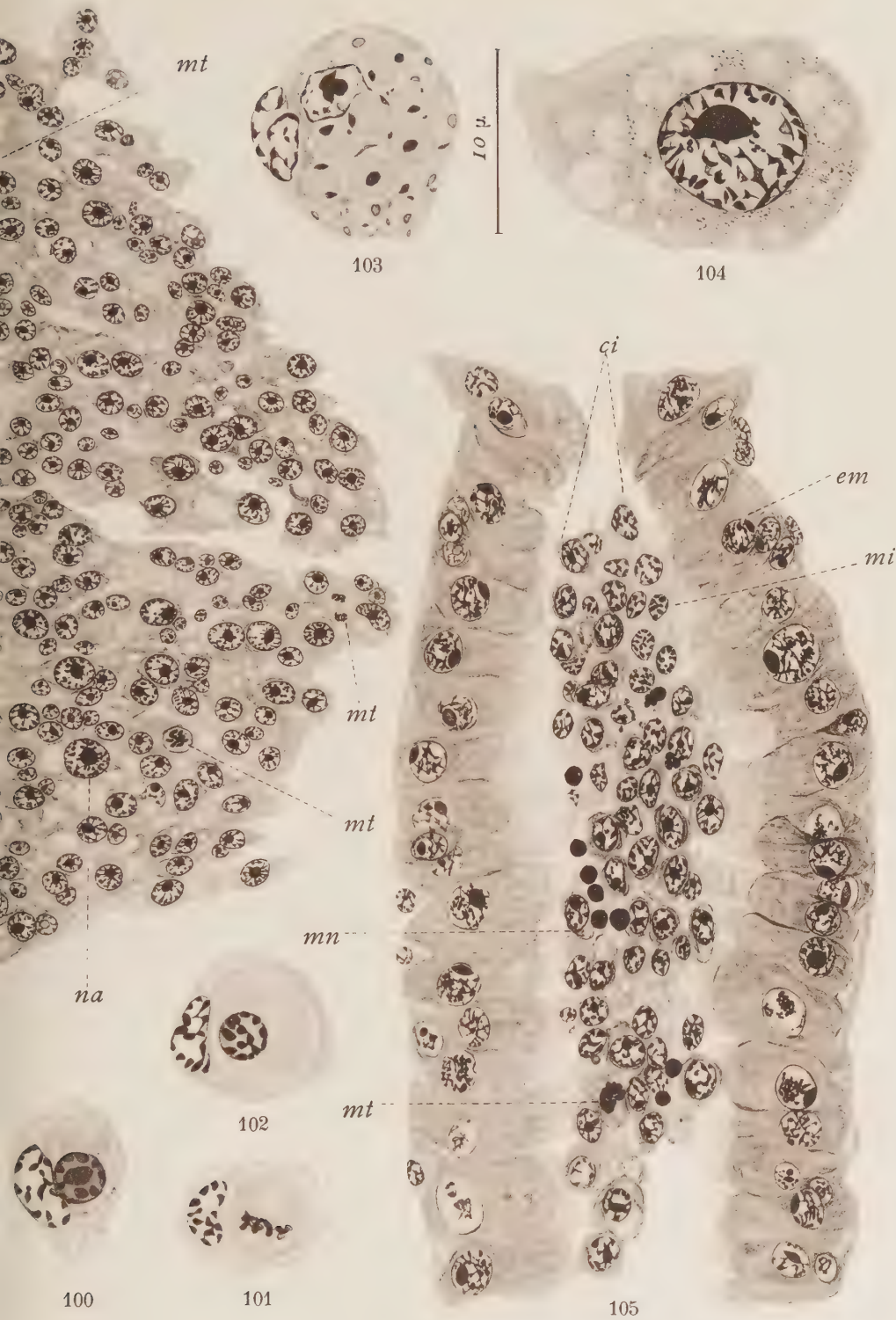


Radu Codreanu del.

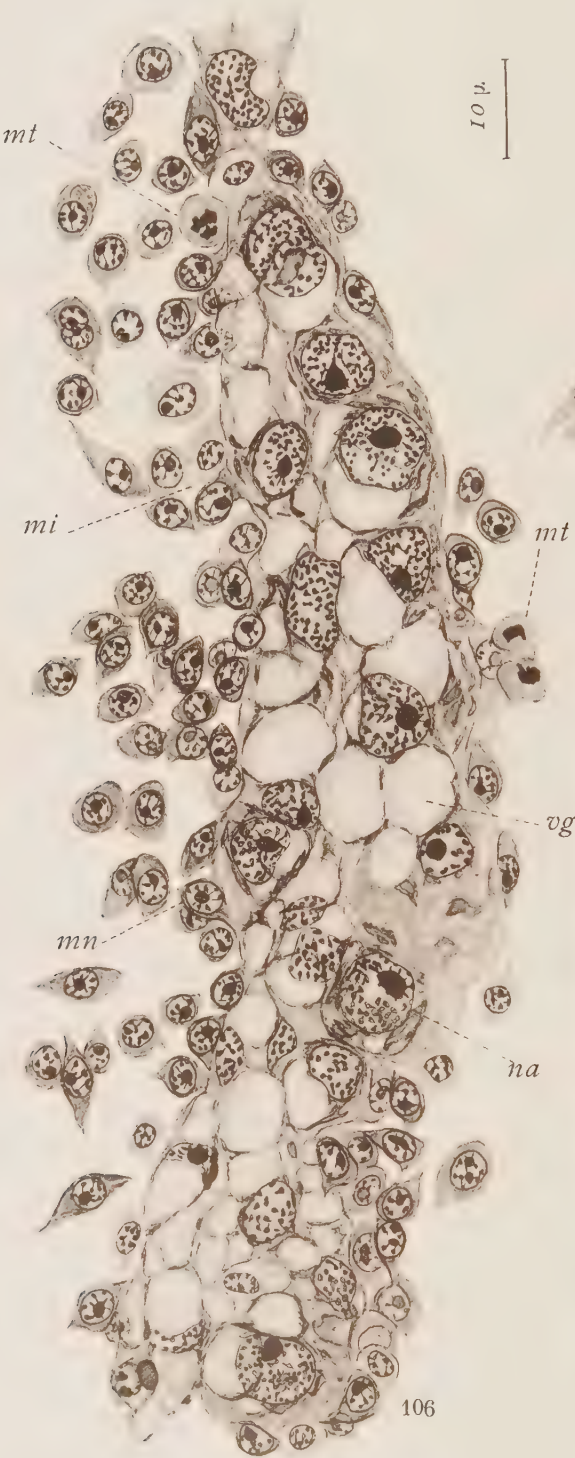




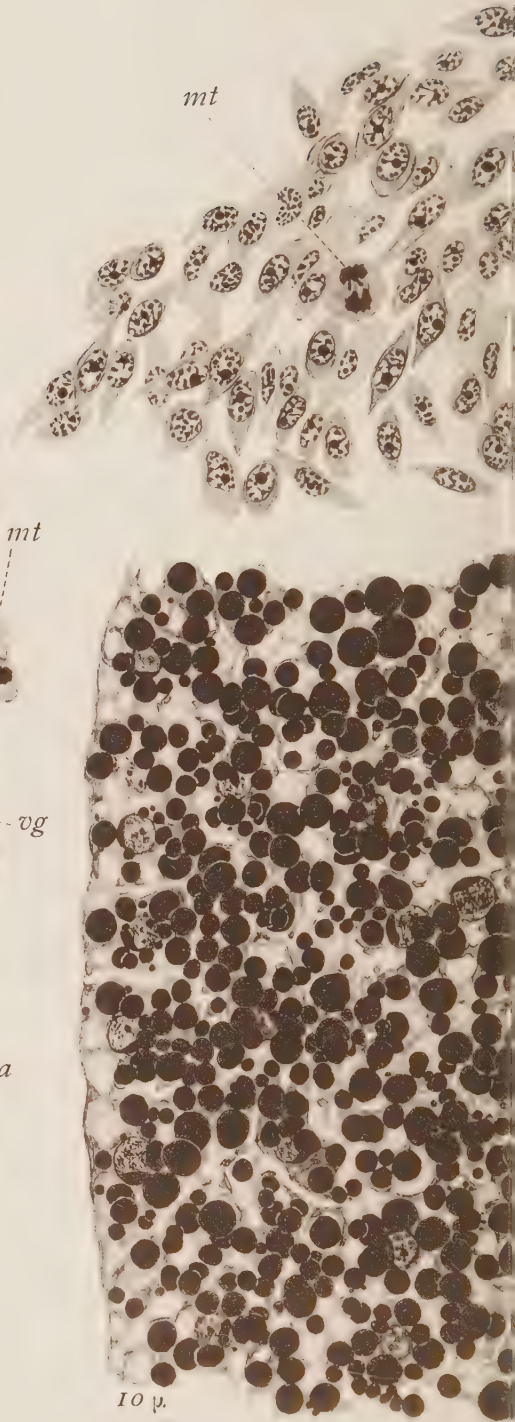
Radu Codreanu del.



95-104; NUTRITION SYMBIOCLADIUS, 105.

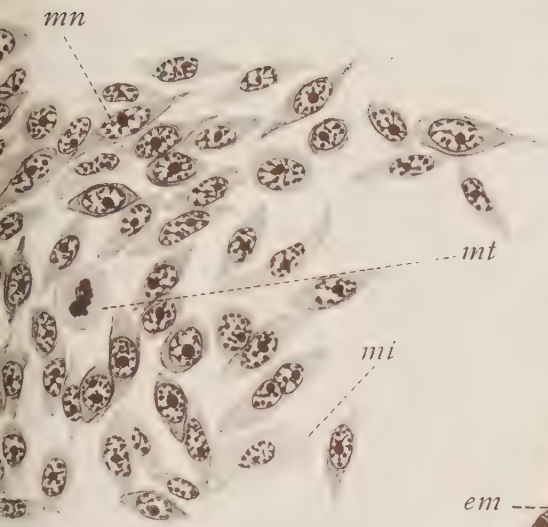


106



110

Radu Codreanu del.



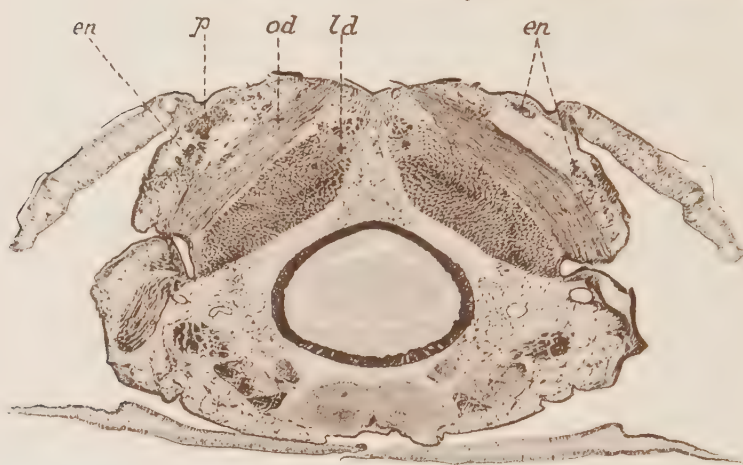
108



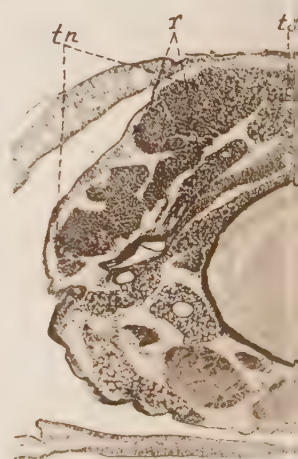
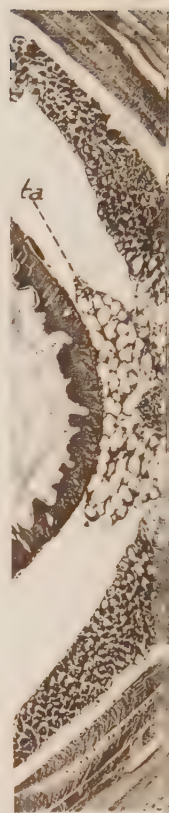
111

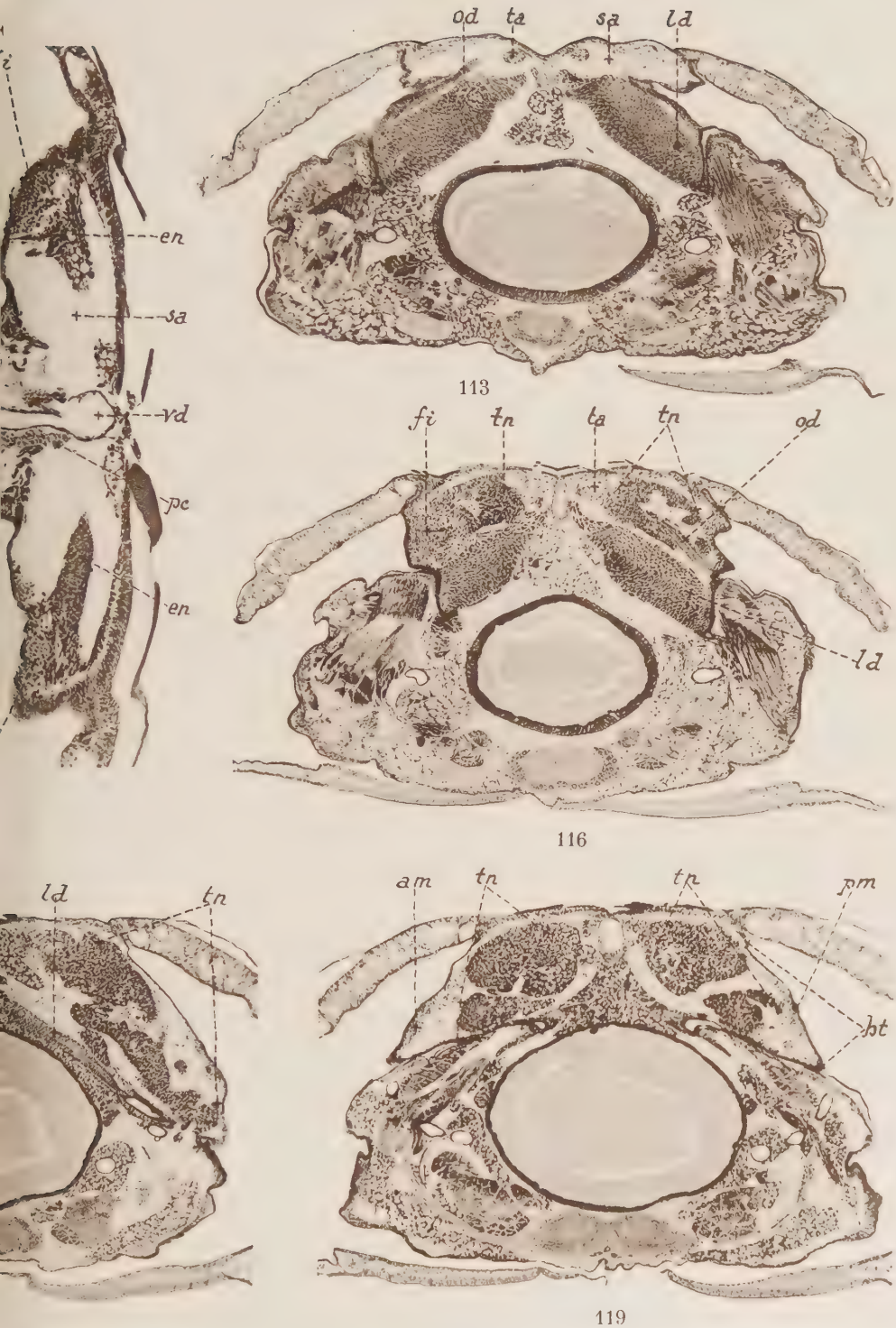


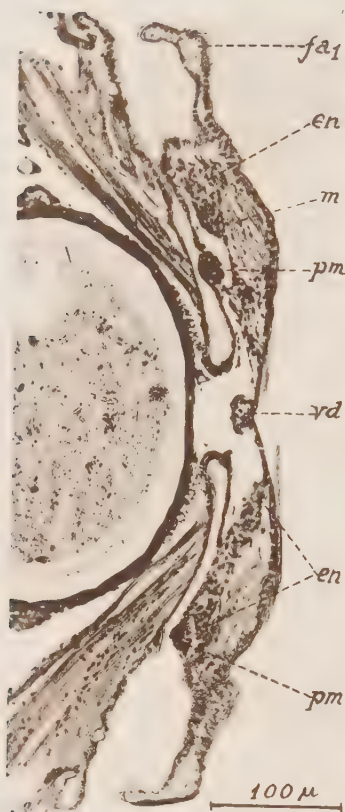
109



500 μ



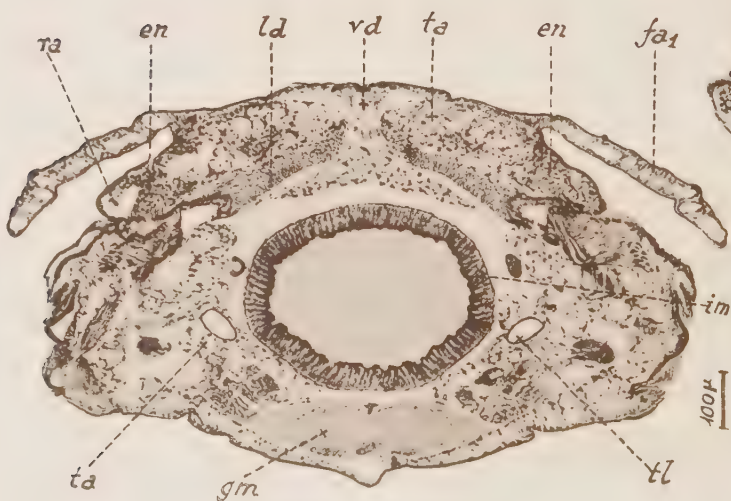




120

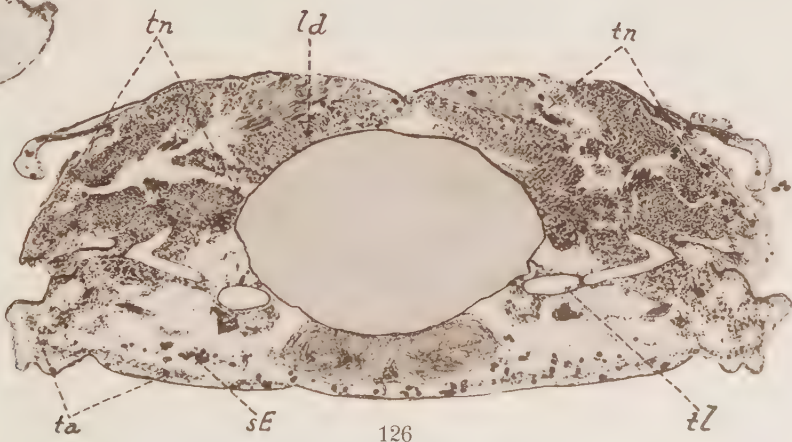
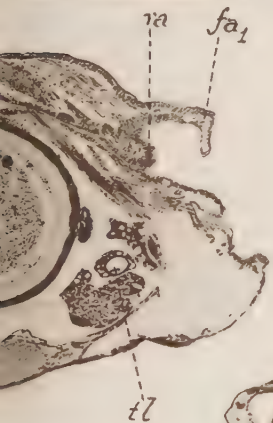
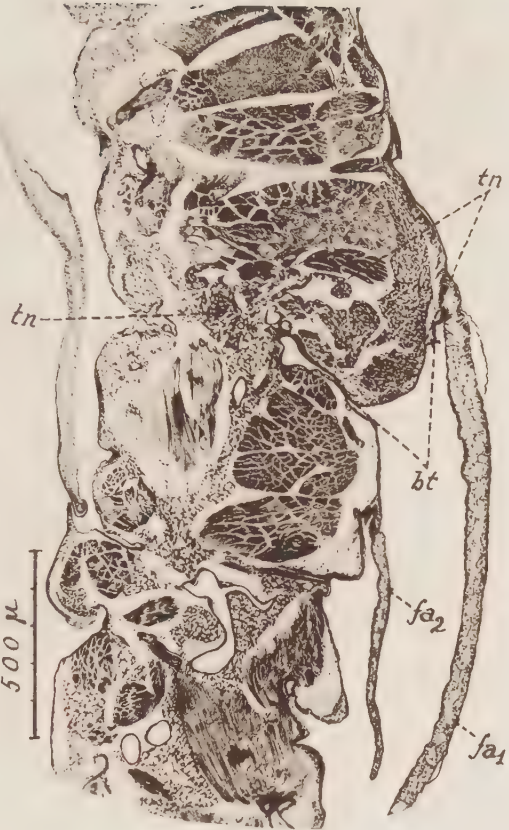
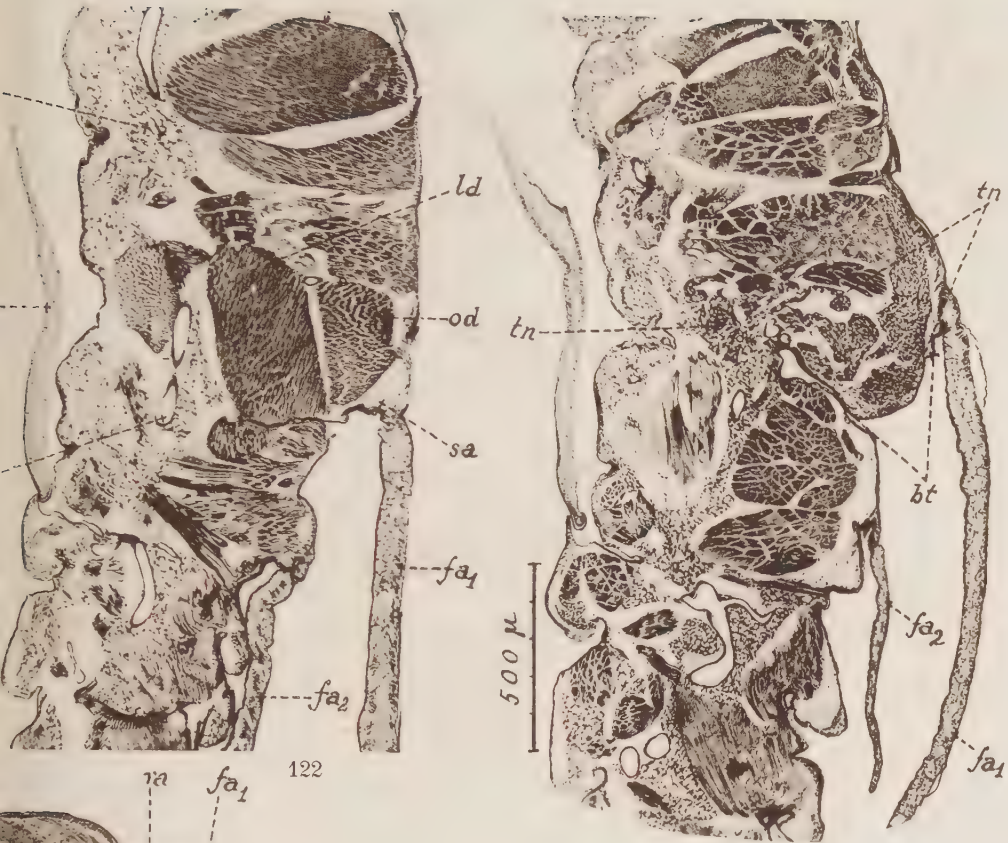


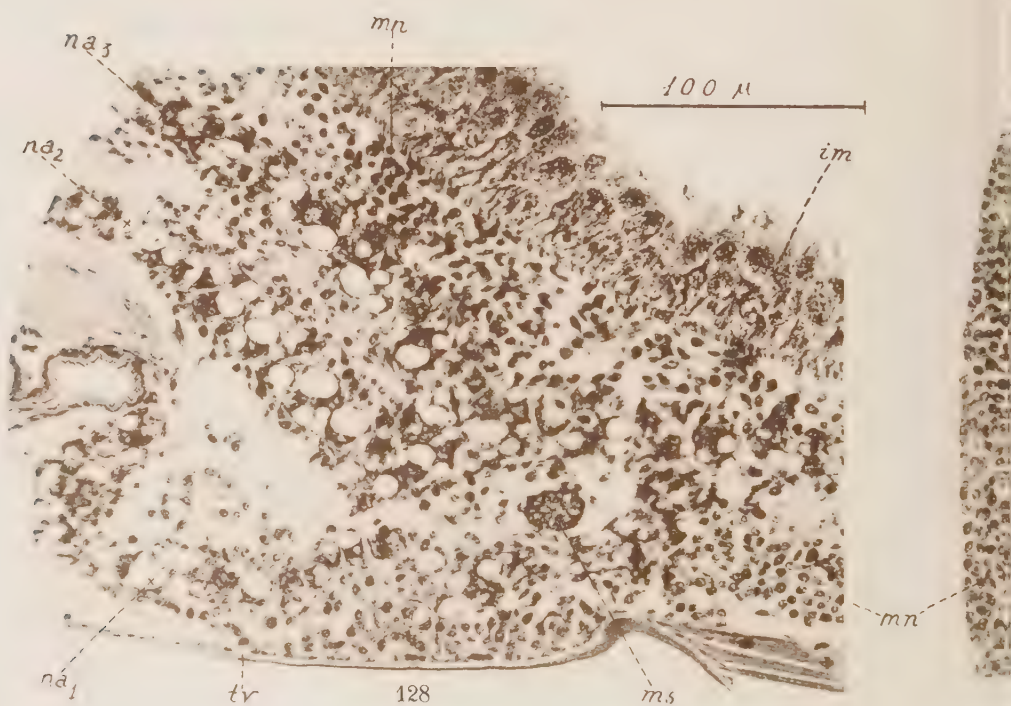
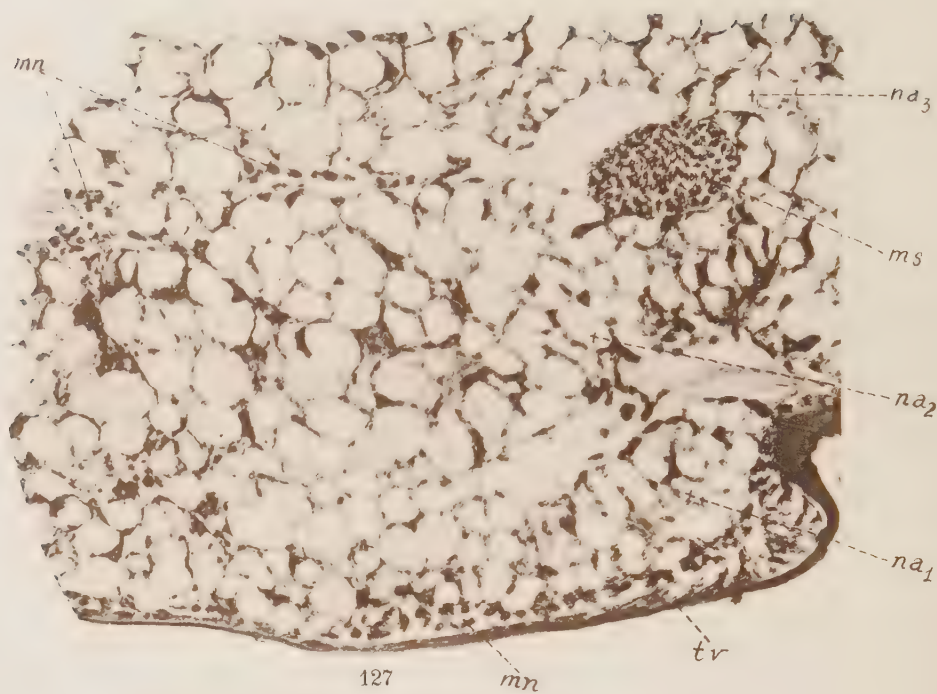
121



125

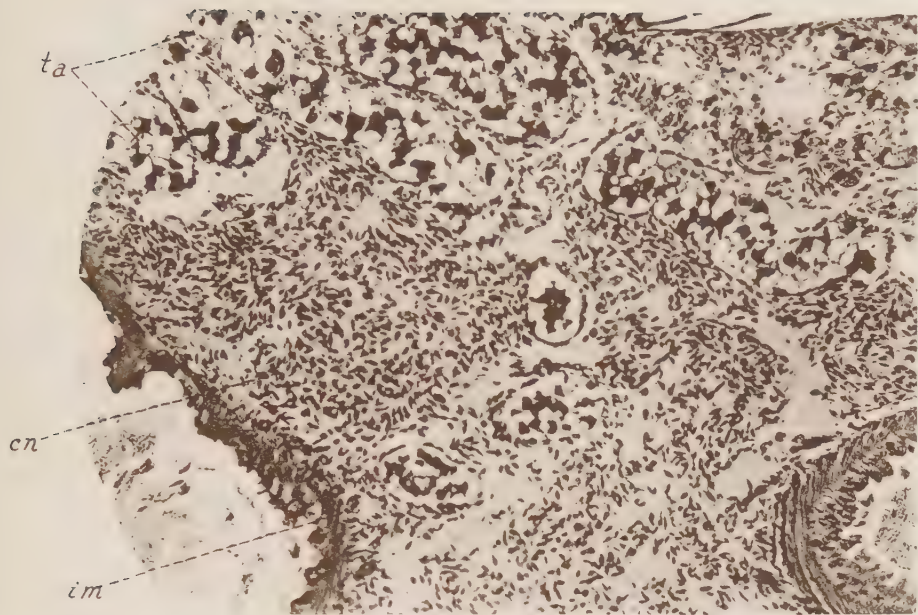






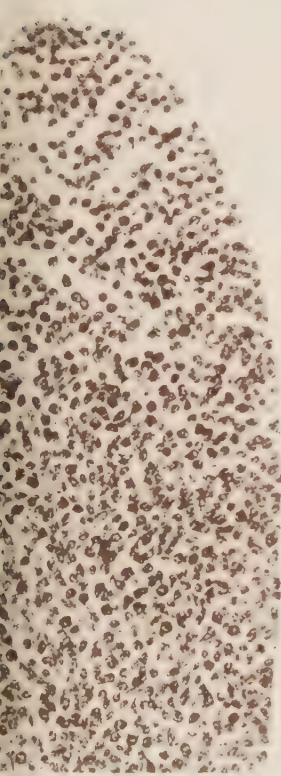
Clichés Codreanu et Patéron

HEPTAGENIA, PHASE LEUCÉMIQUE

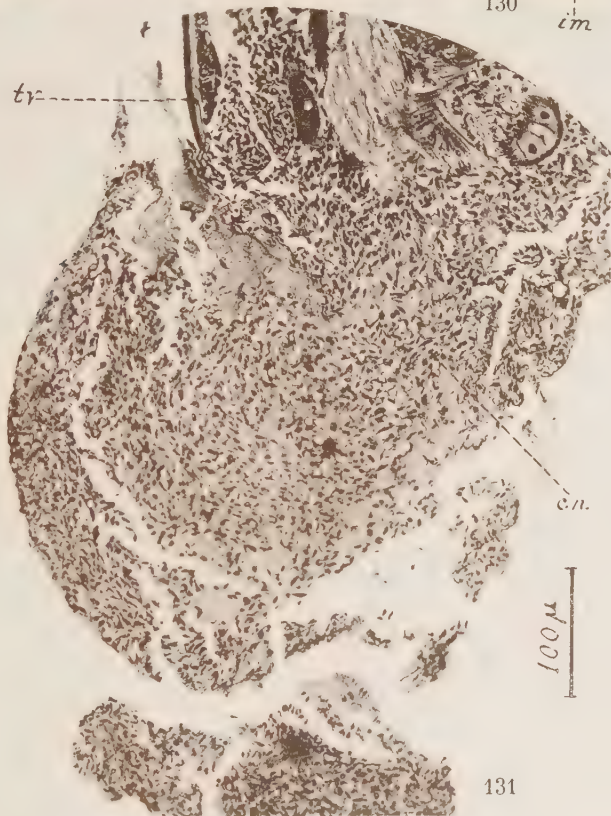


130

im



129



131

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ

Les Rhizocéphales

Vu et approuvé :

Paris, le 13 Juin 1938

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
Ch. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
G. ROUSSY.

